В. Д. Глезер

ЗРЕНИЕ И МЫШЛЕНИЕ

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ИНСТИТУТ ФИЗИОЛОГИИ им. И. П. ПАВЛОВА

В. Д. Глезер

ЗРЕНИЕ И МЫШЛЕНИЕ

ИЗДАНИЕ ВТОРОЕ,
ИСПРАВЛЕННОЕ И ДОПОЛНЕННОЕ

САНКТ-ПЕТЕРБУРГ
«НАУКА»
1993

УДК 612.84

Глезер В. Д. Зрение и мышление. Изд. 2-е, испр. и доп. — СПб.: Наука, 1993. — 284 с.

Нейрофизиологические исследования нейронных сетей зрительной коры выявили удивительную упорядоченность ее организации: основные пространственные и пространственно-частотные параметры рецептивных полей линейных нейронов находятся в гармонических соотношениях. Такая организация, соответствующая квантовой теории информации, позволяет предложить модель модулей, служащих для сегментации зрительного поля на отдельные изображения, для их инвариантного и конкретного описания, а также для описания пространственных отношений. Информация от модулей стриарной и престриарной коры используется, как показывают психофизические, поведенческие и модельные эксперименты, двумя базисными механизмами зрения (нижневисочная и задняя теменная кора) для создания модели мира, лежащей в основе парадигматики и синтагматики в языке, словаря и грамматики в речи, абстрактного и конкретного в мышлении.

Ответственный редактор *А. А. Невская*

Рецензенты: *Л. А. Чистович, Д. Н. Меницкий*

Редактор издательства *Г. И. Киселева*

Г $\frac{1910000000-565}{042(02)-93}$ 541-93, I полугодие

ISBN 5-02-025924-1

Всякий сколько-нибудь значительный шаг на пути познания до сих пор способствовал расширению наших представлений об упорядоченности мира и ограничивал соответственно сферу кажущегося беспорядка.

Дж. Фрэзер. Золотая ветвь

ВВЕДЕНИЕ

Другим заголовком этой книги (возможно, более верно отражающим ее содержание) могло бы быть «Зрение как мышление». Зрение — основной поставщик информации для многих представителей животного мира, во всяком случае для приматов. Считают, что 90% информации о внешнем мире поступает к нам через глаза, и эта интуитивная оценка, по-видимому, верна. Но зрение — не только основной поставщик сенсорной информации. Анализ всех фактов, полученных при исследовании зрительного восприятия, и возникших при этом гипотез и концепций приводит нас к убеждению, что любой, даже самый элементарный акт зрения, например видение вспышки света, следует рассматривать как акт мышления.

Оборотной стороной этого утверждения является представление о том, что наше мышление основано в первую очередь на зрительном восприятии. Поясним эту мысль примером из истории науки. Общеизвестно, что те трудности, которые были связаны с введением новых представлений во время революции в физике в начале XX в., определялись затруднениями при визуализации новых представлений. Невозможность создать зрительный образ «волны-частицы» породила в период становления квантовой механики дискуссии и длительное неприятие новых идей. Этот исторический казус показывает одновременно, что в основе нашего мышления, по крайней мере той его части, которая покоится на обыденном здравом смысле, лежат мозговые структуры, организованные для зрительного восприятия. Но, может быть, самым веским доводом является то, что мы говорим «я вижу», подразумевая «я понимаю». Правильность утверждения о тесной взаимосвязи и даже тождественности зрительных и мыслительных процессов будет обосновываться экспериментальным материалом и его обсуждением, составляющими содержание этой книги. Здесь же попробуем разъяснить, что́ мы понимаем, утверждая, что зрение — конкретное мышление.

Зрение как предметное мышление и модель мира. Одним из основных тезисов книги является положение, согласно которому содержание мышления организовано в форме модели окружающего нас мира. В модели отражены объекты и события внешнего мира и взаимосвязи между ними. Модели мира неодинаковы у животных, занимающих разные уровни эволюции, когда различия обусловлены

разной конструкцией мозга, и у людей с одинаковой конструкцией мозга, но стоящих на разных ступенях индивидуального и/или общественно-исторического развития. Проведем аналогию. То отражение внешнего мира, которое содержится в нашем сознании, можно уподобить в первом приближении энциклопедии, в которой имеются все сведения о реальном мире. Модели мира, т. е. содержание сознания, у разных людей различаются, как и энциклопедии, изданные в разных странах. Но, конечно, это весьма поверхностная аналогия. В энциклопедии связь между статьями очень слабая: через слова, выделенные курсивом. Поиск нужной информации затруднен: он идет через алфавит начальных букв ключевых слов.

Основным отличием модели мира, хранящейся в мозгу, является упорядоченность сведений, позволяющая извлекать их с помощью эффективной организации, но не такой примитивной, как в энциклопедии или в ЭВМ, где хранение и извлечение информации осуществляются адресным методом. Но в чем заключается эта организация? Подойти к ответу на этот вопрос — цель настоящей книги. Такие попытки делались неоднократно. В основном рассматривались семантические модели, которые строились на основе логического анализа речевого материала. Авторы большинства моделей не связывали их с конструкцией мозга, а в тех случаях, когда это делали (в основном на клиническом материале), проблема сводилась к тому, какие блоки можно привязать к определенным крупным структурам мозга. Это типичный подход к построению модели методом черного ящика. Как известно, при таком подходе внутреннее содержание черного ящика не определено и его подбирают так, чтобы решалась та же задача, что и в реальной конструкции. Но подбор одного из возможных механизмов еще не гарантирует, что будут решены и другие задачи, которые не входили в первоначальные условия. Наш подход состоит в том, чтобы, насколько это возможно при настоящем уровне знаний, заглянуть внутрь черного ящика и описать его действительную конструкцию. Наша цель — представить принципы организации конкретного мышления в терминах формализованных нейронных сетей зрительной системы.

Сенсорная модель мира. Другой важный тезис, который мы будем защищать здесь, — утверждение возможности выделения сенсорной модели мира в отдельный блок. Традиционны представления о том, что сенсорные образы не существуют сами по себе, но всегда тесно сцеплены с теми двигательными актами, которые их завершают (хотя бы в некоторых случаях сами эти двигательные акты и не осуществлялись). В явной или неявной форме такое утверждение высказывается рядом авторов [см., например: Pribram, 1975]. Сущность этой концепции в следующем. Сенсорная система производит анализ физических характеристик стимулов. Это необходимая, но недостаточная операция для формирования образа. Биологическая значимость сигнала проявляется только в активации совокупности эффекторных аппаратов. Сенсорная система дает лишь код изображения, а превращение его в образ определяется связью этого кода с организацией двигательных актов.

Альтернативная идея, которая проводится в настоящей книге, — распространение термина «биологическая значимость» не только на двигательные, но и на сенсорные акты. Сенсорная модель мира возникает благодаря обучению. Биологически значимыми становятся не только те стимулы, на которые произошло поведенческое обучение, но и те, на которые произошло сенсорное, а в рассматриваемом нами случае — зрительное обучение. Между сенсорным, в результате которого возникает модель мира, и моторным поведенческим обучением нельзя ставить знак равенства. Ясно, что первое формируется на базе второго; но сведения, извлекаемые из сенсорной модели мира, можно использовать по-разному в зависимости от обстоятельств, мотиваций и ряда других факторов.

В каком соотношении с рефлекторной теорией находятся эти представления? По-видимому, это следует рассматривать с эволюционной точки зрения. Для низших позвоночных с детекторной сенсорной организацией вполне уместно применение классической рефлекторной цепочки: стимул—сенсорный детектор—локально задействованный эффектор. Условнорефлекторное обучение позволяет перекомбинации между различными детекторами и эффекторами, что обеспечивает в определенных пределах поведенческое приспособление к условиям окружения. У этих животных детекторы выхватывают отдельные свойства объектов внешнего мира, важные для организации поведения. Но модульной организации, которая является предпосылкой для создания механизмов, служащих для описания объектов в виде их образов и для описания пространственных отношений между ними, еще нет.

Эти механизмы, создающие модель зрительного мира, возникают у хищников и приматов. У них при осуществлении поведенческого акта индивидуум не просто реагирует на стимул, но соотносит действующий стимул с моделью мира (или по крайней мере значительной ее частью), хранящейся в его памяти. В этом и заключается акт мышления. Утверждается, что процессы принятия решения о ситуации и о реакции на эту ситуацию не настолько тесно сопряжены, чтобы их нельзя было рассматривать по отдельности.

Другой аспект проблемы связи сенсорного образа с моторикой изучает взаимоотношения сенсорного и моторного факторов внутри самой сенсорной сферы и обычно обозначается термином «восприятие и действие». Сущность его состоит в том, что восприятие нельзя рассматривать как непосредственное и пассивное отражение действующих на органы чувств сигналов; это активный процесс, включающий в свой состав наряду с сенсорными и моторные звенья. Для зрения это движения глаз.

Получившая широкое распространение моторная теория зрительного восприятия утверждает, что вырабатываемые в ответ на сигнал моторные команды или сами движения глаз дают информацию о параметрах зрительного сигнала. Однако теория эта не подтверждена экспериментально. Нам представляется, что популярность моторной теории обусловлена тем, что на процесс восприятия распространяется

тезис о проверке практикой. Тезис этот бесспорен, но следует иметь в виду, что такая проверка необязательно должна происходить в момент восприятия. Она может быть опосредствованной (например, влиять на восприятие через сенсорное обучение). Обсуждение того, как может происходить процесс зрительного обучения в раннем онтогенезе на основе моторной функции, не входит в задачу этого исследования, и здесь мы его рассматривать не будем. Считаем также неправомерным разделять механизмы восприятия на активные и пассивные, причисляя при этом исследователей, отвергающих моторную теорию восприятия, к сторонникам пассивной концепции. При этом нередко моторная теория незаметным образом отождествляется с концепцией анализа через синтез. Но, как будет показано далее, идея анализа через синтез вполне применима и для представлений о восприятии как процессе, разыгрывающемся непосредственно в нейронных сетях.

Возвращаясь к основной проблеме взаимоотношений между зрением и мышлением, можем сформулировать следующие положения: зрительный образ — результат обучения; зрительный образ — результат сенсорного обучения, а не поведенческого (этим утверждением отнюдь не отрицается роль поведения в образовании модели мира: в процессе ее создания участвуют моторные (поведенческие), сенсорные и мотивационные факторы; утверждается лишь конструктивная или функциональная автономность сенсорной сферы, которая и является предметом обсуждения); зрительный образ формируется в специализированных зрительных отделах мозга. Аналогичные утверждения, по-видимому, можно применить и для других сенсорных систем.

Следует подчеркнуть одно важное для обсуждения обстоятельство: существует мнение, что моносенсорный образ имеет лишь ограниченное информативное значение для организма, т. е. утверждается полимодальность образа. Однако фактов, свидетельствующих о существовании полисенсорных образов, которые получаются в результате объединения восприятий разных модальностей, пока нет. Единственное, на что обычно ссылаются сторонники концепции полисенсорных образов, — существование мультисенсорных нейронов. Однако, как увидим далее, этим нейронам можно приписать другие специализированные функции.

В то же время есть множество бесспорных данных, прежде всего клинических, позволяющих утверждать самостоятельное существование и важность мономодальных образов. Так, если при поражении низших отделов зрительной системы, где происходит первичная обработка зрительных стимулов, нарушаются соответственно зрительные функции низшего порядка, такие как световая чувствительность, острота зрения и т. д., то при определенных поражениях на более высоких уровнях мозга возникает предметная или зрительно-пространственная агнозия, т. е. выпадают такие функции, как способность узнавать видимые предметы или описывать пространственные отношения между ними. Эти, как их назвал Фрейд, высшие зрительные функции, как мы полагаем, можно отождествить

с предметным мышлением. При этом, однако, не затрагивается не только двигательная сфера, но и другие сенсорные системы: больной, который не в состоянии узнать колокольчик, глядя на него, легко делает это, взяв его в руки или услышав его звук. Аналогичным образом в поведенческих исследованиях на обезьянах показано, что при удалении НВК нарушается способность дифференцировать только зрительные сигналы. Различение сигналов всех остальных модальностей, не говоря о движениях, остается интактным.

Интересные свидетельства самостоятельного существования зрительных образов приведены в ряде работ уже на нейрональном уровне. Так, в районе переднего края таламуса обезьян обнаружена область [Rolls et al., 1982], нейроны которой обладают удивительным свойством: не отвечают на впервые появившийся зрительный объект, но возбуждаются при вторичном показе его, хотя бы между первым и вторым предъявлением прошло несколько часов и за это время демонстрировалось множество других предметов. Импульсация нейрона длилась ровно столько времени, сколько объект находился в поле зрения обезьяны. При этом ответ нейрона определялся только степенью знакомства животного с ним и не зависел ни от задачи (узнавание или различение), ни от моторного поведения, т. е. от того, правильное или неправильное движение совершала обезьяна. Можно приписать этим нейронам разные функции, но бесспорно, что они являются индикатором зрительного (и только зрительного) обучения.

В соответствующих разделах будут описаны также нейроны НВК, которые избирательно отвечали только на зрительные объекты, причем разные нейроны реагировали на различные предметы или свойства их. Нейроны отвечали на изображения безотносительно к их сигнальному значению и инвариантно к их различным преобразованиям [Gross et al., 1979; Sato et al., 1980]. Этим все описанные выше нейроны существенно отличались от клеток латерального гипоталамуса или substantia innominata, которые при зрительном различении отвечали на стимулы, ассоциированные с пищевым подкреплением, и не реагировали на стимулы, имевшие обронительное подкрепление [Rolls et al., 1982]. Последние нейроны действительно осуществляют, видимо, связь между сенсорной и двигательной сферами. Первые относятся только к зрительной системе и обладают интересным свойством: отвечают инвариантно на зрительные преобразования изображений, т. е., если предмет знаком, они реагируют при предъявлении его повернутым, или отодвинутым на значительное расстояние, или в другом окружении.

Различные подходы к построению модели мира. Рассмотрим другой аспект нейрофизиологического подхода к обсуждаемой проблеме. Семантические модели мышления, предлагаемые психологами и лингвистами, оперируют теми представлениями и понятиями, которые сами по себе являются конечным результатом мыслительного процесса. Для того чтобы разобраться, как образуются эти категории, необходимо проследить весь процесс их возникновения. Зрение — очень удобный объект для этого по двум причинам. Во-первых, оно

наиболее исследовано экспериментально: если еще во времена Гельмгольца [Helmholtz, 1896] библиография работ по зрению заняла один объемистый том его книги, то трудно даже представить себе положение дел в настоящее время. Во-вторых (и это главное), как уже указывалось, зрение — основной поставщик информации об окружающем нас мире. Если мышление рассматривать как создание глобальной модели мира, то зрение — создание модели зрительного мира, который состоит из предметов. Следовательно, зрение — предметное конкретное мышление.

Для возникновения модели зрительного мира необходимо отображение не только предметов, но и взаимоотношений их в статике и динамике. Выяснение способов и механизмов описания мозгом предметов реального мира и их взаимоотношений составляет конечную цель физиологии и психологии зрения. Очевидно, что сделать это можно, только проследив работу аппарата зрения на разных его уровнях. Не зная, как закодирована сенсорная информация, на основе которой принимаются решения на более высокоорганизованных уровнях, едва ли можно понять работу их. Заблуждением, хотя обычно и не формулируемым в явном виде, является мнение, что при исследовании высших психических функций можно обойти сенсорику. Можно положительно утверждать, что, не зная, как представлены сигналы на входе системы, нельзя исследовать, как система принимает решения по их поводу. Если мы не хотим остаться на натурфилософском уровне, то должны описывать зрительный, а следовательно, и мыслительный процесс с самых первых ступеней. Тезис этот представляется настолько бесспорным, что вряд ли можно его опровергнуть. Его никто и не опровергает, но зачастую его просто не принимают во внимание, рассуждая о высоких принципах работы мозга.

В связи с этим хочется обратить внимание тех, кто интересуется или занимается проблемой мышления, на широко распространенный в психологических работах метод, когда выходные сигналы черного ящика, каковым является мозг как объект исследований, отождествляются с его внутренней конструкцией. Приведем лишь один пример из области зрительного восприятия. Математическая теория опознания образов принимает, что они описываются с помощью признаков. В психологии восприятия общепринята подмена признаков элементами восприятия (характеристиками объектов), которые выделяются человеком при непосредственном наблюдении объекта и отражаются в речевом его описании. Так, признаками обозначаются такие свойства предмета, как цвет, форма, размер и т. п. На таких представлениях построены многие экспериментальные исследования и теории [Treisman, Gelade, 1980]. Например, с помощью какого признака можно отличить букву П от буквы Г? Казалось бы, ответ очевиден. В букве Г нет правой вертикальной черточки. Наличие двух вертикальных черточек объявляется «признаком» буквы П. Такое толкование представляется тем более бесспорным, что существуют так называемые детекторы линий, отвечающие при предъявлении полос определенной ориентации. Однако дело обстоит совсем

не так просто. Описание изображений на том уровне зрительной системы, где возможна их классификация, дается не по их отдельным элементам (вертикальным и горизонтальным черточкам в рассматриваемом примере), а по участку изображения и с помощью «детекторов решеток», которые являются фильтрами ПЧ. Различия в описании П и Г в нейронных сетях состоят в разных наборах выходных коэффициентов ПЧФ, описывающих изображения.

На этом примере отчетливо видна разница между описанием изображения словесным и в терминах физиологических признаков. Вместе с тем в мозгу существуют также механизмы, позволяющие в итоге получить на выходе описание таких физических характеристик объекта (конфигурация, пространственное соотношение элементов, размер, альбедо и т. п.), которым можно дать словесные обозначения.

Для психологии мышления характерно оперирование представлениями, понятиями, словами, каждое из которых — конечный результат сложных нейронных процессов, как с элементами этих процессов. Это замечание может показаться тривиальным. Ясно, что не следует путать субъективное отображение логики связей между объектами реального мира, вскрываемых нашим мышлением, с глубинными механизмами самого мышления. Но тем не менее такое смешивание делается, и притом постоянно. Яркий пример такого подхода — эвристический метод. Можно ли описать работу мозга с помощью эвристической модели? Ответить на этот вопрос пока нельзя. Работающей модели в настоящее время нет. Единственный механизм, который может создавать модели мира, — мозг, а он функционирует совсем по другим принципам.

Нетрудно заметить, что различие в подходах к моделированию психических функций отражает общее противостояние между психологией и нейрофизиологией. Разница между психологией и нейрофизиологией, как указывалось выше, на первый взгляд состоит в том, что нейрофизиологи в отличие от психологов пытаются проникнуть внутрь черного ящика. Но в действительности причины более глубокие: хотя у нейрофизиологии и психологии одинаковый объект исследования — мозг и психическая деятельность, им порождаемая, но изучают они разное. Нейрофизиология интересуется конструкцией мозга, теми механизмами, в результате которых совершается та или иная операция, а психология — содержанием психической деятельности (соотношением понятий, которые возникают в результате этих операций; влиянием на них биологических и социальных факторов). Поэтому нейрофизиология и психология используют разные «языки» при описании работы мозга, и даже в том случае, когда применяют одинаковые термины, они могут вкладывать в них разное содержание.

Ряд общих закономерностей, которые будут обсуждаться в этой книге, свидетельствует о том, что в основе абстрактного мышления лежит предметное и от последнего можно перебросить гипотетический мостик к более высоким психическим функциям. Поэтому мы считаем неприемлемой тенденцию некоторых психологов

отбрасывать нейрофизиологический подход даже при анализе сравнительно простых психических процессов. Так, в одном из обзоров [Julesz, Schumer, 1981] американские психологи считают, что попытки описать перцептуальные феномены нейрофизиологическими данными интересны, но спекулятивны. По их мнению, надо строить модели из блоков, которые сами по себе являются психологическими единицами и существование которых вскрывается только психологическими методами. Перцептуальные феномены, с их точки зрения, следует объяснять как результат взаимодействия более элементарных психологических перцептов.

Напротив, как будет показано далее при изложении экспериментальных данных, целый ряд даже относительно простых фактов, полученных в психофизическом наблюдении, не может быть понят без привлечения нейрофизиологических результатов. Вернее, без последних он может получить другое толкование, которое несовместимо с организацией нейронных сетей.

Резюмируем все, изложенное выше. Мышление — основной конечный интерес работы нейрофизиолога, вся деятельность которого направлена на то, чтобы понять, как происходит мыслительный процесс. Однако в настоящее время эта область исследуется преимущественно психологией и философией, которые занимаются не выяснением нейрофизиологических механизмов мышления, а соотношениями тех категорий, которые сами являются результатом мыслительного процесса.

Сенсорно-семантическая модель мира. Мы ограничим задачу этой книги рассмотрением механизмов, связанных с рациональным описанием видимого мира, не затрагивая эмоциональных механизмов. Отвлечемся от такого грубого, но явного факта, что модель мира может сильно искажаться эгоцентрическими потребительскими устремлениями (особенно это очевидно для абстрактного мышления). Нас интересует только конструкция той части мозга, которая занимается созданием модели мира, и мы не будем описывать механизмы отношения субъекта к существующей у него модели.

Мы отдаем себе отчет в том, что и в данном случае понять работу мозга, создающего в результате сенсорного обучения модель мира, без вовлечения проблемы «я не я», сферы эмоций, текущих потребностей и мотиваций невозможно. Проблемы эти рассматриваются в других работах [Судаков, 1971; Симонов, 1981]. Но можно пытаться описать работу логических механизмов переработки сенсорной информации, не затрагивая эмоциональной и двигательной систем. Мы убеждены, что такой подход правомерен, так как мотивации и эмоции хотя и необходимы для построения модели мира, но могут менять лишь ее содержание, а не конструкцию. Однако и обойти полностью эту проблему при изложении наших основных представлений также невозможно по той причине, что сенсорная модель мира, нейрофизиологические механизмы которой мы пытаемся здесь обсудить, не является, очевидно, чисто сенсорной. Правильнее было бы назвать ее сенсорно-семантической. Расшифру-

им это утверждение. Процессы, которые можно обозначить термином «сознание», заключаются, по-видимому, в соотнесении сенсорной модели мира с мотивационными и эмоциональными механизмами, что позволяет использовать эту модель для удовлетворения текущих потребностей организма. Сам факт такого соотнесения бесспорен. В результате его сенсорная информация приобретает смысловое значение. Подчеркнем еще раз, что значимость или смысловое значение сенсорного стимула, с нашей точки зрения, не связаны обязательно с выполнением поведенческого акта.

Таким образом, следует говорить не о сенсорной, а о сенсорно-семантической модели мира. Правомерной, однако, нам кажется постановка задачи, при которой описание сенсорно-семантической модели ограничивается ее сенсорной частью. Иными словами, для нас достаточно утверждения, что сенсорное событие значимо, но без попытки определить эту значимость. Собственно говоря, подобное рассмотрение традиционно для сенсорной физиологии.

Основные идеи и содержание книги. Высшим отделом мозга является неокортекс. Все факты и концепции, полученные при эволюционном подходе к изучению мозга, показывают, что при возникновении неокортекса происходит качественный скачок в функции нервной системы. Если до его возникновения (у низших позвоночных) животные действительно могут быть уподоблены рефлекторным автоматам, у которых детекторы сенсорных систем выделяют свойства отдельных объектов, запускающие поведенческие реакции (это отнюдь не означает жесткой сцепленности между данным детектором и реакцией: условнорефлекторное обучение позволяет переключение и комбинации, необходимые для организации адекватного поведения), то у высших (хищники, приматы) развитие неокортекса ведет к тому, что на основе высших сенсорных отделов создаются механизмы, служащие для построения модели мира. Качественное отличие такой организации от детекторной заключается в том, что она позволяет отобразить не отдельные свойства объектов, а сами объекты.

Мир состоит из отдельных сущностей, событий, находящихся между собой в различных соотношениях. Возможность отобразить эту сложность в виде модели, хранящейся в мозгу, является следствием возникновения качественно новых образований в неокортексе — модулей. Как уже говорилось выше, с этой точки зрения модули можно считать функциональными единицами мозга, позволяющими сегментировать поле событий, которым является реальный мир, на отдельные события и описать их (например, в зрительном предметном мышлении в виде инвариантных образов или конкретных изображений и сцен — совокупностей изображений и образов).

Концепция модулей неокортекса приобрела в последнее время широкое признание. Неокортекс разделен на мозаику квазидискретных пространственных единиц, однородно устроенных и интерактивных — модулей, которые могут быть описаны как вертикально ориентированные группы нейронов с сильными вертикальными и

более слабыми горизонтальными связями. В человеческом неокортексе примерно 3 млн модулей.

Концепция модулей хотя и возникла из нейрофизиологических исследований Маунткастля [Mountcastle, 1981], но основывается преимущественно на морфологических исследованиях. Маунткастль пишет, что данные о цитоархитектонике и внешних связях модулей являются свидетельством того, что модуль можно рассматривать как объективный механизм сознательного восприятия. Экклс [Eccles, 1981] утверждает, что модули — нейронные корреляты сознательного опыта и умственных событий. Соображения обоих авторов кажутся верными и логичными, но они не дают формализованной модели функционирования модулей. Такая попытка делается в нашей книге на примере зрительной системы, хотя в последней главе обсуждается возможность перехода к пониманию организации высших функций мозга.

В книге обсуждается модель функциональных модулей, которая является синтезом трех открытий второй половины XX в. в области нейрофизиологии неокортекса, в том числе зрительной коры, а именно: модулей неокортекса [Mountcastle, 1957], ориентационных свойств нейронов зрительной коры [Hubel, Wiesel, 1962] и пространственно-частотных каналов [Campbell, Robson, 1968].

Существование функциональных модулей является предпосылкой для возникновения и функционирования базисных механизмов, служащих для описания зрительных образов и пространственных отношений. На основе этих механизмов развиваются механизмы высших психических функций.

При изучении этих механизмов мы столкнулись с весьма примечательным фактом, который заключается в удивительной упорядоченной организации нейронных сетей. Несмотря на очевидную хаотичность нервной ткани, выявляемую в морфологических препаратах, основные параметры нейронных сетей в функциональном отношении могут быть описаны числовыми гармоническими пифагорейскими соотношениями. Последние заложены в конструкцию модуля зрительной коры — функциональной единицы зрительного мозга. Благодаря такой конструкции модуль способен выполнять те операции, которые необходимы для построения модели мира и которые будут описаны ниже. Нейрон, а не модуль является функциональной единицей мозга, служащей для выполнения высших его функций. Нейрон — это структурная морфологическая единица. На низших уровнях нейроны объединяются в системы для выполнения различных функций, например для поддержания гомеостаза.

В неокортексе нейроны объединены в модули, функцией которых, как можно предположить, является разбиение поля событий на отдельные события, описание событий и взаимоотношений между ними. Событиями могут быть сенсорные образы (зрительные, слуховые, обонятельные, тактильные, вкусовые), категории высшего порядка (этические, моральные и т. д.), а также двигательные образы. В сенсорике конкретная информация на входе редуцируется постепенно по пути вверх до абстрактного образа. В моторике,

наоборот, абстрактный образ движения для выполнения поставленной цели может быть выполнен по-разному и в процессе достижения цели происходит индивидуализация в конкретный двигательный акт. Но во всех случаях мы имеем дело с образом на высшем уровне.

Механизмы принятия решения об образе — механизм классификации, категоризации. «Всякий перцептивный опыт есть конечный продукт процесса категоризации» [Bruner, 1977. P. 15]. Еще более определенно пишет Зигварт [цит. по: Мейен, Шрейдер, 1976]: «Классификация всей совокупности того, что имеет Вселенная, являлась бы вообще — если представить себе ее в ее завершении — последним и самым зрелым результатом эмпирического исследования ... логически самым совершенным познанием, заключающим в себе все».

Как показывают исследования зрительного восприятия, в модели мира, создаваемой мозгом, помимо механизма классификации участвует второй механизм. Благодаря первому мы опознаем объект: относим его к определенному классу; благодаря второму механизму мы видим его, т. е. можем описать во всех мелких деталях и свойствах. Функция второго механизма — определение пространственных соотношений; роль этого механизма самым тесным образом связана с актом внимания. По существу обе функции — конкретизация объекта за счет описания пространственных отношений и внимание — представляют собой нераздельное целое. Действительно, применение, например, оператора, измеряющего какие-либо пространственные отношения между двумя элементами, — по существу привлечение внимания к этим элементам. Операторы эти могут быть разной степени сложности и в зависимости от этого локализованы на разных уровнях сенсорного тракта. В плане описания модели мира привлечение внимания к определенным объектам равнозначно выделению участка модели.

Далее мы попытаемся показать, что два базисных механизма сенсорного мозга лежат в основе тех закономерностей, которые проявляются в разных дисциплинах, занимающихся различными аспектами деятельности мозга. Эти механизмы вырабатывают глубинные универсалии, проявляющиеся как лексика и грамматика в языке, парадигматика и синтагматика в лингвистике, абстрактное и конкретное в философском осмыслении мира. Сенсорный мозг как хранитель модели мира должен быть устроен в соответствии с содержанием мировой реальности. Отсюда и два основных блока в конструкции мозга.

Мы попытаемся показать, какие нейрофизиологические механизмы создают предпосылки для работы этих блоков высших уровней. Подчеркиваем, что более или менее изученными нейрофизиологически можно считать только уровни предварительной обработки информации, а о высших уровнях обсуждаемых механизмов можно пока строить лишь более или менее достоверные гипотезы. Однако мы попробуем показать, что конструкция низших уровней зрительной системы имеет определяющее значение для организации ее высшего звена. Конечно, механизмы трансформации

световой энергии в электрическую, сложные и важные сами по себе, вряд ли могут влиять на организацию сенсорного обучения. Но исследования нейронных сетей сетчатки, зрительной подкорки и тем более зрительной коры дают сведения, которые подводят нас к определенным представлениям о конструкции механизмов, принимающих решения об образе и пространственных соотношениях.

Книга построена следующим образом. Сначала рассматривается организация входа в зрительную кору — зрительной подкорки. Обсуждаются лишь те аспекты этого уровня, которые существенны для понимания организации модулей следующего уровня. Затем описываются модели линейных и нелинейных нейронов зрительной коры. Модели основаны на нейрофизиологических исследованиях нейронов; они дают формализованное описание функционирования нейронов, без чего невозможно понимание их роли как операторов, служащих для переработки зрительной информации. Излагаются данные, позволяющие выдвинуть предположения об организации модулей стриарной коры. Ключом для понимания функциональной организации модулей и их функции явились данные, полученные при изучении параметров простых линейных нейронов. Последние дают полное описание изображения, позволяющее его восстановление, ограниченное, разумеется, верхней границей спектра. Поэтому сперва излагаются данные о роли линейных нейронов модуля стриарной коры. Анализ показал, что модель модулей (в линейной ее части) полностью соответствует оптимальной системе фильтров, сформулированной Габором в его квантовой теории передачи информации. Результаты исследований позволили трансформировать концепцию Фурье-анализа и снять возражения против нее, которые на основании последних психофизических исследований, казалось бы, полностью похоронили ее. На самом деле эти психофизические исследования полностью вписываются и подтверждают новую концепцию кусочного Фурье-анализа.

Далее обсуждается функционирование механизмов, построенных из нелинейных нейронов разного типа. Назначение этих механизмов двоякое. Во-первых, они служат для сегментации поля зрения, т. е. для разбиения его на участки, имеющие зрительно-смысловое значение. Иными словами, для каждого участка подбирается модуль соответствующего положения и составленный РП соответствующего размера. Во-вторых, эти механизмы поставляют информацию для модулей престриарной коры, которые в отличие от стриарной кодируют не распределение контраста в своем участке, а распределение возбуждений нелинейных нейронов стриарной коры, в первую очередь нейронов, описывающих текстуры. Таким образом, модули престриарной коры описывают изображения на основании их текстурных характеристик, характеризующих основные различия реальных объектов.

Модульная организация создает предпосылки для существования двух базисных механизмов зрительной системы, один из которых использует однотипную организацию модулей для инвариантного описания объектов в виде их образов, а другой — топологические

характеристики модулей для конкретизации изображений и для описания пространственных отношений между изображениями или между их фрагментами. Эти базисные механизмы по-разному организованы в левом и правом полушариях, благодаря чему создаются предпосылки для абстрактного и конкретного восприятия мира, а также для перехода от предметного мышления к логическому. Обосновывается предположение, что базисные механизмы определяют основные формы организации языка: словарь и грамматику.

Обобщая, можно сказать, что сначала рассматриваются последовательно преобразования, совершаемые над изображением в различных отделах зрительной системы (начиная с сетчатки и кончая высшими уровнями, где принимается решение об изображении), и этот процесс может быть отождествлен с актом предметного мышления, а затем сделана попытка соотнести высшие зрительные процессы с еще более высокими психическими функциями. Читателя не должны удивлять некоторые повторы, поскольку при изложении столь трудного предмета, в котором все взаимосвязано, неизбежно возвращение к уже обсужденным вопросам, чтобы рассмотреть их с новых позиций.

Автор стремился написать книгу так, чтобы она была доступна возможно более широкому кругу представителей смежных дисциплин, соприкасающихся с различными аспектами работы мозга. Монография рассчитана на физиологов и психологов, а также на инженеров и математиков, занимающихся проблемой искусственного интеллекта, и на лингвистов и философов, интересующихся глубинными структурами, которые формируют универсалии мышления и речи.

Глава 1

ОБРАБОТКА ЗРИТЕЛЬНЫХ СИГНАЛОВ В СЕТЧАТКЕ И НАРУЖНОМ КОЛЕНЧАТОМ ТЕЛЕ

1. СЕТЧАТКА

Приведенный здесь обзор переработки информации в сетчатке и НКТ не претендует на полную сводку нейрофизиологических механизмов передачи сигналов в данных образованиях, ибо это уже сделано в ряде публикаций [Подвигин, 1979; Супин, 1981; Трифонов, 1982]. Наша цель — выявить лишь самые существенные аспекты переработки информации, в том числе те, на которые до сих пор не обращали внимания, но без понимания которых невозможно описание основных операций, производимых сетчаткой и НКТ, т. е. будут обсуждены только те аспекты, которые имеют прямое отношение к задаче, сформулированной во Введении.

Зрительная информация поступает на сетчатку глаза и передается дальше в НКТ. Оба этих образования вместе с некоторыми другими составляют зрительную подкорку, из которой информация направляется в зрительную кору. Конечный слой зрительной подкорки образуют нейроны НКТ. Оба этих образования вместе с некоторыми другими составляют зрительную подкорку, из которой информация направляется в зрительную кору. Конечный слой зрительной подкорки образуют нейроны НКТ. Описание изображения в этом слое можно охарактеризовать как экранное отображение его в виде распределения возбуждений, соответствующего распределению освещенности на сетчатке. Однако это не простой перенос из точки в точку. Над изображением совершаются существенные преобразования, знание которых необходимо для понимания операций более высокого порядка, выполняемых зрительной корой.

Оптическая система глаза проецирует изображение зрительного мира на слой фоторецепторов сетчатки. Рельеф возбуждения рецепторов близок, хотя и не совпадает с распределением освещенности на них, поскольку самое первое преобразование информации совершается уже триадой: фоторецептор—горизонтальная клетка—биполяр (рис. 1, *а*), в которой действуют обратные связи. Освещение фоторецептора сетчатки вызывает соответствующее увеличение гиперполяризации его мембраны [Трифонов, 1982]. Возбуждение в аналоговой (неимпульсной) форме передается на биполяры. При переносе сигнал подвергается трансформации благодаря работе горизонтальных клеток. Размер РП горизонтальной клетки, измеренный с помощью внутриклеточного отведения от нее и проверенный морфологически по размаху ветвлений ее отростков, велик: 0,3—3,0 мм у разных животных. Благодаря этому горизонтальная клетка

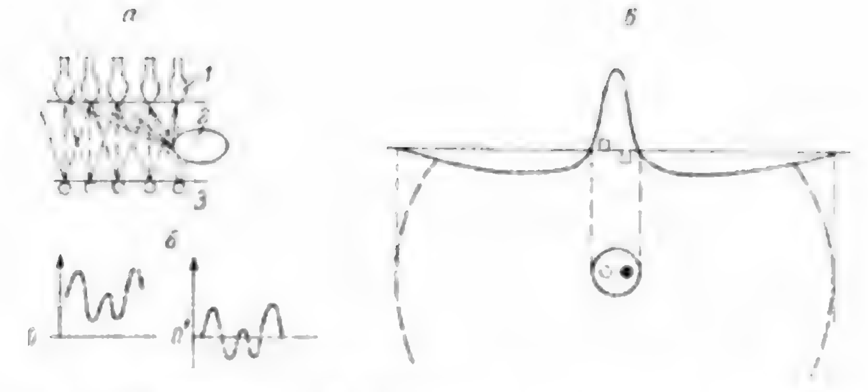


Рис. 1. Организация входа сетчатки

а — схема триады: фоторецептор (*1*), горизонтальная клетка (*2*), биполяр (*3*); *б* — смещение нулевого уровня сигнала вследствие адаптирующего действия триады; *в* — схема весовой функции биполяра (*вверху*) и ее вид в плане (*внизу*), *стрелками и соответствующими им кружками на плане* показаны светлый и темный стимулы.

суммирует возбуждения от большого числа фоторецепторов. Кроме того, горизонтальные клетки образуют синцитий, и возбуждение даже одной из них перекидывается на другие. Таким образом, возбужденные горизонтальные клетки оказывают влияние по существу на всю сетчатку. Это влияние заключается в том, что среднее значение просуммированного в горизонтальных клетках сигнала вычитается с помощью обратной связи из сигналов, идущих от рецепторов к биполярам. Благодаря этому выполняется ряд операций преобразований зрительного сигнала.

Первой является адаптация к уровню освещенности. Глаз человека может работать в широком диапазоне изменений освещенностей: примерно на 11 порядков. Между тем отдельные нейроны как в сетчатке, так и на более высоких уровнях могут изменять свою активность в пределах всего 2 порядков изменения контраста. Дальнейшее увеличение контраста не приводит к возрастанию ответа, так как последний уже достиг насыщения. Очевидно, что вычитание интегрированного по большой площади сигнала горизонтальными клетками вызывает смещение нулевой линии отсчета на новый уровень (рис. 1, *б*). Обсудим эту операцию в связи с системой рецептор—горизонтальная клетка—биполяр. Несколько рецепторов конвергируют на биполяр, образуя центральную зону суммации его РП (рис. 1, *а*, *в*). Размер ее определяется ветвлением дендритного дерева биполяра и равен 100—200 мкм. Увеличение площади стимулирующего пятна внутри этой зоны вызывает возрастание ответа, но, когда диаметр пятна превысит диаметр центральной зоны, реакция становится меньше. Причина этого уменьшения очевидна из схемы организации РП биполяра (рис. 1, *а*).

Действительно, величина ответа биполяра определяется разностью возбудительных сигналов от фоторецепторов и тормозных сигналов от горизонтальной клетки. Это подтверждает эксперимент, в

котором периферия РП биполяра стимулируется световым кольцом. Биполяр, раздражение центральной зоны которого светлым пятном вызывает гиперполяризацию (гиперполяризующий биполяр), при раздражении кольцом деполяризуется, а деполяризующий биполяр при такой стимуляции гиперполяризуется. В результате антагонизма между центральной и периферической зонами РП ответ его на большое пятно оказывается меньше, чем на пятно, соответствующее только его центральной зоне. Горизонтальная клетка не тормозит биполяр, а, суммируя освещенность по большой площади, уменьшает возбуждение от рецепторов к биполярам (рис. 1, *а*). Таким образом, торможение между рецепторами осуществляется с помощью горизонтальной клетки, оказывающей деполяризационное влияние на рецептор и уменьшающей его гиперполяризацию на свет [Бызов, Трифонов, 1967; Бызов, 1969; Трифонов, Островский, 1970].

Подчеркнем существенное отличие взаимодействия на уровне рецептор—горизонтальная клетка—биполяр от того, что происходит на более высоких уровнях: в ганглиозных клетках сетчатки и НКТ. На первом уровне то, что вычитается из сигнала, собирается практически по всей сетчатке. Такое широкое пространственное усреднение, снимающее постоянную составляющую в сигнале, ведет к адаптации по всему полю зрения. На более высоких уровнях зрительного пути (ганглиозная клетка, НКТ) периферия РП оказывает гораздо более локальное влияние, и здесь (хотя тоже можно говорить о локальной адаптации) в целом выполняется, как будет показано ниже, другая операция.

Понимание процесса адаптации как пространственного усреднения по всей сетчатке является ключевым для уяснения многих зрительных процессов, которые будут описаны далее. В результате адаптации создается новый нулевой уровень (рис. 1, *б*), соответствующий средней освещенности по сетчатке. *Теперь рельеф освещенности можно описать как состоящий из участков более светлых или более темных относительно среднего уровня.* Такое переописание оптимально для передачи информации о контрасте: теперь контраст можно измерить в сторону как посветления, так и потемнения. Это создает предпосылки для возникновения двух систем: *on* и *off*, — работающих в разные стороны от среднего уровня освещенности.

Существование этих двух систем является в свою очередь предпосылкой к образованию пространственно линейных элементов. Поскольку с проблемой линейности будет связано многое в последующем изложении, дадим ей определение. Линейность в пространственном смысле означает, что ответ на стимул, который может быть представлен суммой нескольких стимулов меньшего размера, равен сумме ответов, полученных на эти стимулы по отдельности. Введем понятие весовой функции, благодаря которой легко объяснить представление о пространственной линейности. Обсудим для простоты одномерный случай. Пусть абсцисса X определяет положение точки на сетчатке и $F(x)$ — функция стимула (значение яркости в точке x). Ответ линейного нейрона описывается формулой

$$R = \int_a^b F(x)\,\Omega(x)\,dx,$$

где интервал ab — положение РП нейрона на сетчатке; $\Omega(x)$ — функция, характеризующая биполяр и называемая весовой. Из формулы видно, что если R_1 и R_2 — ответы на стимулы $F_1(x)$ и $F_2(x)$, то на суммарный стимул $F(x) = F_1(x) + F_2(x)$ будет ответ $R_1 + R_2$. Поясним это схемой (см. рис. 1, *а*). Если поле линейно, то ответ на два светлых пятна в центральной зоне поля будет равен сумме ответов на каждое пятно. Сумма ответов на светлое и темное пятна одинаковых размеров и контраста, действующих в той же зоне, будет равна нулю. Разумеется, такое представление о РП упрощенно. Поэтому разберемся, какие поля существуют на самом деле и какие нейронные сети их организуют.

Системы рецепторов—горизонтальных клеток—биполяров расположены в наружных слоях сетчатки. Конечные разветвления дендритных деревьев биполяров находятся во внутреннем сетчатом слое (рис. 2), который состоит из двух подслоев: *а* и *б*. В подслое *а* локализованы окончания off-биполяров, которые отвечают гиперполяризацией на световое пятно в центре РП, в подслое *б* — окончания деполяризующих on-биполяров. Соответственно дендритные деревья on-ганглиозных клеток находятся в подслое *б*, а off-клеток — в подслое *а*. Таким образом, дендритическая стратификация играет определяющую роль в образовании on- и off-систем. Это один из

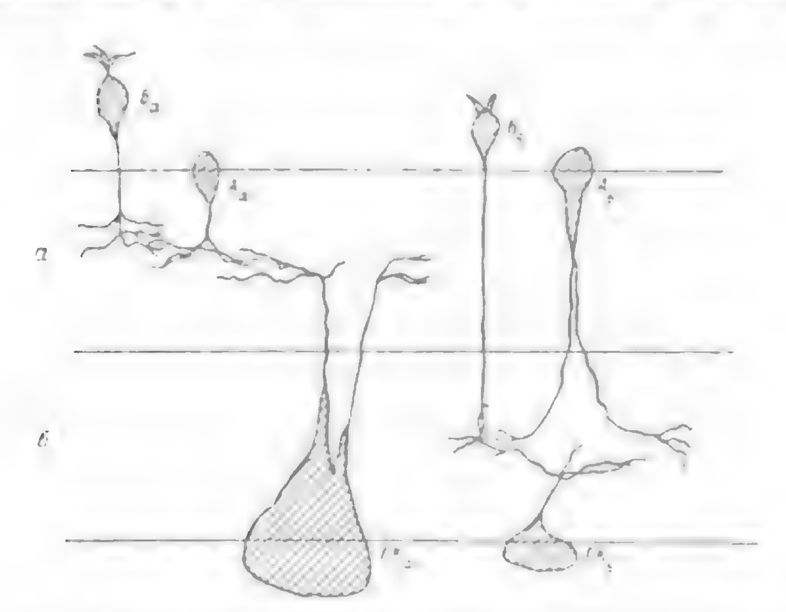


Рис. 2. Расположение нейронов во внутреннем сетчатом слое сетчатки [по Famiglietti et al., 1977]

а, б — подслои, *Б* — биполяры, *А* — амакрины, *ГК* — ганглиозные клетки

примеров упорядоченности морфофизиологической организации зрительной системы.

Контакт биполяров с ганглиозными клетками осуществляется с помощью амакринов, которые играют роль интернейронов. При переходе от биполяра к ганглиозной клетке возбуждение трансформируется из аналоговой формы в импульсную. Роль амакринов — создание пространственной организации РП ганглиозных клеток, являющихся выходными нейронами сетчатки. Несколько биполяров конвергируют на ганглиозную клетку, образуя возбудительную зону. Морфологически такая конвергенция обеспечивается тем, что дендритное дерево ганглиозной клетки (оно раскинуто на различные расстояния у разных типов клеток) собирает возбуждения от нескольких биполяров. Плотность синаптических связей уменьшается от центра РП к его периферии, поэтому профиль активности (весовая функция) возбудительной зоны (его можно промерить, проходя маленьким пятнышком по диаметру поля) в одномерном сечении представляет собой гауссиан. Можно предположить, что биполяры конвергируют на амакрины и интегрированное по определенной площади возбуждение в них оказывает тормозное влияние на возбуждение от биполяров к ганглиозной клетке. Амакрины функционируют, таким образом, аналогично горизонтальным клеткам на пути от рецептора к биполяру. Размер РП амакрина по сравнению с полем биполяра велик: до 1 мм в диаметре.

В связи с тем что такая организация имеет важное значение для понимания обработки информации на данном уровне, остановимся на этом вопросе несколько подробнее. Как показали Доулинг и Верблин [Dowling, Werblin, 1969], биполярные терминали контактируют не только с отростками амакринов, но и с дендритами ганглиозных клеток. При этом амакриновые отростки в свою очередь образуют синапсы обратной связи на терминалях биполяров, на ганглиозных клетках и других амакринах. Авторы описывают несколько типов связей между биполярами и ганглиозными клетками. У приматов и хищных есть прямые контакты биполяров с ганглиозными клетками, но, кроме того, амакрины связаны с другими амакринами и ганглиозными клетками. У земноводных отмечается последовательная передача возбуждения от биполяра к амакрину и ганглиозной клетке. Последний тип связи более сложен. И действительно, у земноводных, например у лягушек, сетчатка выполняет более сложные функции, чем относительно просто организованная сетчатка высших млекопитающих. В сетчатке рыб и земноводных описаны детекторы, выделяющие сравнительно сложные элементы изображения. Сетчатка высших позвоночных состоит из круглых РП, которые описывают изображение, воспроизводя рельеф освещенности на сетчатке.

Вернемся еще раз к образованию торможения в ганглиозных клетках. Судя по синаптическим связям, описанным Доулингом и Верблином [Ibid.], в случае, когда есть прямая передача от биполяров на ганглиозную клетку без участия амакринов, уменьшение ответа ганглиозной клетки отображает торможение, организованное в

Рис. 3. Схема организации X и Y РП.

а – весовая функция линейного (X) нейрона (1), образованная разностью возбудительного (2) и тормозного (3) гауссианов; б – нелинейные субъединицы (4), наложенные на линейную весовую функцию в Y-нейроне [по Hochstein, Shapley, 1976]

биполярах горизонтальными клетками. Когда включены амакрины, торможение значительно усиливается. Подчеркнем, что торможение за счет амакринов осуществляется угнетением не ганглиозной клетки, а индивидуальных путей от биполяров к ганглиозной клетке перед суммацией возбуждений в ней. Принимается, что профиль активности образованной таким образом тормозной зоны, как и возбудительной, имеет форму гауссиана, но диаметр зоны торможения линейных нейронов в среднем в 4 раза больше такового зоны возбуждения [Linsenmeier et al., 1982]. В результате алгебраической суммации пространственно организованных возбудительных и тормозных процессов результирующий профиль активности ганглиозной клетки имеет форму разности двух гауссианов, или DOG (difference of gaussian). Профиль активности, или весовая функция, в одномерном сечении (рис. 3,*а*) описывается формулой

$$F(x) = A\left[\exp\left(-\frac{x^2}{\sigma_1^2}\right) - \frac{k\sigma_1}{\sigma_2}\exp\left(-\frac{x^2}{\sigma_2^2}\right)\right].$$

В плане РП ганглиозной клетки имеет тот же вид, что и у биполяра: центральная возбудительная зона окружена периферическим кольцом. Такая организация одинакова для on- и off-центральных РП. Первые отвечают возбуждением на светлое по отношению к фону пятно, покрывающее их центральную зону, вторые – на темное. Рассмотрим организацию РП ганглиозной клетки более детально. Известно [Enroth-Cugell, Robson, 1966], что часть таких клеток (X-нейроны) обладает линейными свойствами. В опытах Энрот-Кугель и Робсона был применен широко используемый сейчас метод стимуляции зрительной системы с помощью решеток. В решетке освещенность меняется по синусоидальному закону в одном направлении и постоянна вдоль перпендикулярного направления. На глаз проецировали равномерно освещенную поверхность, затем мгновенно замещали ее на решетку с той же средней освещенностью. Размер полупериода примерно соответствовал диаметру центральной зоны поля.

Для X-нейронов можно было найти такое положение решетки в РП (нуль-позиция), при котором не возникало ответа на замещение. В нуль-позиции граница между светлой и темной полосами решетки устанавливается в центре поля и возбуждение полностью компенсируется торможением. Если же с центром РП совпадал центр светлой или темной полосы, то возникало возбуждение на светлую полосу в on-поле или торможение в off-поле, на темную полосу — наоборот. Описанные нейроны или по крайней мере их центры линейны, поскольку в них возбуждение можно полностью скомпенсировать торможением.

Объяснить линейные свойства поля схемой разности двух гауссианов можно, если оба гауссиана сами по себе линейны. На самом деле это не так, и организация поля более сложна. Свойства возбудительного гауссиана можно описать следующим образом. В биполярах сигнал передается аналоговым методом. Если одна половина биполяра смещает потенциал поляризации, поступающий на ганглиозную клетку, в одну сторону от уровня, соответствующего средней освещенности, а другая — в противоположную, то интегрирующая ганглиозная клетка не изменит своего состояния: одна половина ее будет компенсировать другую до прежнего среднего уровня. Заметим, однако, что такая схема организации возбудительного гауссиана — лишь предположение. Согласно альтернативной гипотезе, он образован биполярами одного знака, а линейность обязана суммации положительного и отрицательного процессов от фоторецепторов в одном типе биполяров. Такое предположение весьма вероятно, если исходить из правдоподобной гипотезы, которая в последнее время получает все больше экспериментальных обоснований. Согласно ей, on- и off-системы разделены морфологически на уровне сетчатки и НКТ и впервые объединяются лишь на нейронах зрительной коры [Norton, Sherk, 1984].

Организация тормозного гауссиана имеет свои особенности. Амакриновые клетки в отличие от биполяров передают сигналы не аналоговым, а импульсным способом. При этом нейрон работает как выпрямитель, передавая только положительную часть мембранного потенциала — возбуждение, которое трансформируется в импульсную активность. Отрицательная часть — торможение — не проходит. Поскольку амакрин, являясь интернейроном, тормозит передачу сигнала на ганглиозную клетку, то периферические зоны тормозного гауссиана не могут возбуждаться стимулом противоположного знака по отношению к стимулам, возбуждающим центральную часть. В этом можно усмотреть противоречие с экспериментальными данными, так как со времен работ Каффлера [Kuffler, 1962] известно, что периферия, например, off-центрального поля возбуждается при включении светлого или при выключении темного кольца. На самом деле это противоречие кажущееся. Как раз его раскрытие снимает трудности в понимании функции on- и off-центральных РП. Действительно, как понять то, что on- и off-поля отвечают не только на соответствующие пятна в центре, но и на кольца противоположного знака?

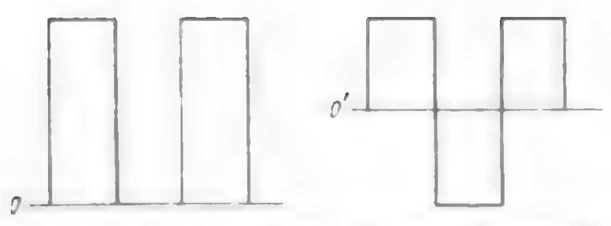


Рис. 4. Изменение эффективного профиля стимула, имеющего форму кольца, при переадаптации РП

Антагонистический ответ периферии можно истолковать следующим образом. Применение кольцевого стимула вызывает изменение уровня адаптации в РП. Например, при включении светлого кольца на периферии off-центрального поля средний уровень адаптационного фона в окрестностях его повысится. Светлое кольцо не является раздражителем, оно лишь переадаптирует поле (рис. 4). Теперь освещенность в центре поля будет меньше нулевого уровня отсчета, т. е. центр будет стимулироваться адекватным «темным» пятном. Подтверждением такой трактовки является увеличенный ЛП ответа на кольцо за счет того, что на адаптационную перестройку уходит время. Хорошей иллюстрацией процесса переадаптации может служить следующий эксперимент (рис. 5). При прохождении через on-поле НКТ светлой полосы независимо от направления движения выявлялась хорошо известная структура РП: возбудительный центр и тормозная периферия. Однако на темную полосу выявляется асимметрия: ответ с периферии возникает только со стороны, противоположной направлению движения. Если бы периферия была линейна, то на темную полосу ответ должен был бы возникать по обе стороны центра независимо от направления. Вход темной полосы изменил адаптацию нейрона в сторону увеличения его чувствительности к посветлению, и выход темной полосы из центра вызвал ответ центра.

Для нас введение представления о локальной переадаптации существенно потому, что позволя-

имп/с
100
0
1°

Рис. 5. Зависимость ответа нейрона НКТ кошки на движущуюся светлую полосу от направления ее движения (по данным Ю. П. Данилова)

Вверху — ПСТ на полосу, движущуюся вправо, *внизу* — влево.

ет единообразно объяснить работу on- и off-центральных РП как операторов, измеряющих локальный положительный или отрицательный контраст. Это утверждение ключевое, как увидим далее, для понимания соотношений зрительной подкорки и коры.

Таким образом, системы on- и off-нейронов служат для описания изображения «точка в точку», воспроизводя рельеф распределения освещенности на сетчатке. Одно из отличий рельефа возбуждения на выходе сетчатки от рельефа освещенности на входе ее заключается в том, что благодаря работе триады рецептор—горизонтальная клетка—биполяр значения освещенности перекодируются в значения положительного или отрицательного контраста, измеряемого как отношение локального положительного или отрицательного прироста освещенности к средней освещенности. Другое отличие состоит в том, что РП ганглиозных клеток выполняют функцию операторов Лапласа, которая неоднократно обсуждалась ранее [Глезер, Цуккерман, 1961; Глезер, 1966]; поэтому мы не будем рассматривать ее здесь в полном объеме. Отметим лишь, что благодаря такой организации в передаточной функции зрительной системы (зависимости чувствительности глаза от ПЧ) будут усилены высокие частоты, аттенюированные оптикой глаза. В нейрофизиологическом эксперименте это проявляется подчеркиванием контуров между перепадами освещенности [Hartline, 1959]; в психофизическом наблюдаются так называемые полоски Маха. Значение этого феномена для процесса обработки зрительной информации неоднократно обсуждалось ранее [Глезер, Цуккерман, 1961; Глезер, 1966].

2. НАРУЖНОЕ КОЛЕНЧАТОЕ ТЕЛО

О функциональной организации полей НКТ скажем очень коротко. Общепринято, что центральная зона РП нейрона НКТ образована всего одним или не более чем двумя-тремя РП ганглиозных клеток сетчатки [Singer, Creutzfeldt, 1970]. Это означает, что к релейному (т. е. передающему далее возбуждение в кору) нейрону НКТ подходит всего один-три аксона ганглиозных клеток сетчатки. В следующем разделе мы приведем, однако, данные, позволяющие думать, что центральная зона НКТ организована более сложно и поэтому нельзя считать, что НКТ лишь дублирует сетчатку.

Все остальные связи нейрона тормозные. Они образованы следующим образом. Аксоны нейронов НКТ, идущие в кору, дают коллатерали к интернейронам. Последние в свою очередь посылают тормозные связи на релейные нейроны, осуществляя таким образом возвратное торможение [Kalil, Chase, 1970; Singer, Creutzfeldt, 1970]. На интернейрон конвергируют как on-, так и off-волокна сетчатки. В свою очередь интернейрон оказывает тормозное влияние на несколько релейных клеток [см. обзор: Подвигин, 1979]. Добавочное торможение приводит лишь к увеличению фазических свойств нейронов НКТ [So, Shapley, 1981].

Как уже рассматривалось выше, Энрот-Кугель и Робсон [Enroth-Cugell, Robson, 1966] показали, что существуют линейные РП ганглиозных клеток сетчатки, для которых при стимуляции их решеткой можно найти нуль-позицию. Этот класс нейронов авторы назвали X-клетками. Для другой части нейронов (Y, или нелинейных) нуль-позиции не существует, и они всегда отвечают на замещение площадки решеткой независимо от положения последней в поле. Эта классификация справедлива и для полей НКТ [Shapley, Hochstein, 1975].

Однако при отнесении X-нейронов к линейным, мы должны сделать существенную оговорку. Можно говорить только о линейности центра X-нейрона. Его периферия оказывает лишь тормозное воздействие, она нелинейна. Ответ периферии на стимул противоположной полярности — следствие эффекта переадаптации, как это было показано выше. В линейных нейронах, каковыми являются простые нейроны стриарной коры, в каждой субзоне адекватный стимул дает возбуждение, стимул противоположной полярности — торможение (см. гл. II). Эта оговорка уточняет, но не снимает принятой классификации.

Различия между X- и Y-нейронами можно рассматривать следующим образом [Hochstein, Shapley, 1976; So, Shapley, 1979; Shapley, Victor, 1980; Linsenmeier et al., 1982]. X-нейроны имели нуль-положение, Y-нейроны отвечали при любом положении решетки. При этом Y-нейроны давали on—off-ответ на включение и выключение решетки. Иными словами, происходило удвоение временной частоты, поэтому Фурье-разложение формы ответа выявляет существование в нем 2-й гармоники. У X-нейронов обнаружена только 1-я (основная) гармоника. Она есть и у Y-полей, но только при применении низкочастотных решеток. 1-я гармоника чувствительна к положению решетки в поле (пространственной фазе стимула) как у X-, так и у Y-нейронов. Зависимость ответа от фазы, вычисленная по 1-й гармонике, имеет синусоидальную форму, что соответствует форме весовой функции линейного поля. В то же время ответ, полученный по 2-й гармонике у Y-клеток, не зависит от пространственной фазы.

Эти данные позволили предложить модель Y-поля, составленную двумя механизмами: линейным и нелинейным (см. рис. 3,*б*). Линейный механизм полностью аналогичен механизму X-нейрона. Но кроме него на выходной нейрон Y-поля включена группа перекрывающихся субъединиц. Авторы предполагают, что субъединицы обладают выпрямляющими свойствами, т. е. пропускают только положительную полуволну периода стимулирующей решетки.

Благодаря такому дополнению ряд свойств Y-нейронов существенно отличает их от X-нейронов. X-нейроны на движущуюся через РП решетку реагируют всегда модуляцией фоновой активности, которая увеличивается при входе в поле положительного полупериода решетки и подавляется при входе отрицательного. Y-нейроны дают

такой ответ только на низкие частоты. На высокие частоты реагирует нелинейный механизм, образованный более мелкими субполями. Поскольку эти субполя перекрываются, то ответ на ПЧ, которым они соответствуют по величине, немодулированной формы. Другое различие Y- и X-нейронов в том, что движение объектов на далекой периферии РП Y-нейрона вызывает его ответ — эффект Мак-Ильвеина [Barlow et al., 1977]. По-видимому, этот феномен обусловлен действием далеко распространяющегося на периферию нелинейного механизма.

Различия в поведении X- и Y-нейронов связаны не только с добавлением у Y-нейронов параллельного нелинейного механизма, но и с тем, что тела Y-нейронов больше. Весьма вероятно, что Y- и X-нейроны — соответственно α- и β-клетки. Из морфологических исследований [Boycott, Wässle, 1974] известно, что размер тела больше у α-, чем у β-клеток; размах дендритного ветвления у первых тоже больше. Поскольку величина дендритного дерева больше у Y-нейронов, то размер их РП, определенный функционально, тоже больше, чем у X-нейронов: от 2 до 8 раз по диаметру, или в 4—64 раза по площади [So, Shapley, 1979]. Величина субъединиц в Y-поле, определенная по 1-й гармонике ответа, равна размеру X-полей.

У больших клеточных тел диаметр аксонных волокон тоже больше; поэтому скорость проведения по аксонам Y-нейронов выше, чем у X-нейронов. Но разница эта не очень велика. Так, различие в латентности X- и Y-нейронов НКТ при электрическом раздражении оптического тракта составляет всего 0.76 мс [Hoffmann et al., 1972]. По-видимому, разница в размерах тел клеток определяет также другие различия во временных характеристиках ответов X- и Y-нейронов. Эти различия интересно обсудить в связи с классификациями нейронов сетчатки и НКТ, предложенными другими авторами [Saito et al., 1970, и др.]. Если отбросить некоторые частности, то, согласно этим классификациям, нейроны делятся на два типа: тонические, у которых импульсный разряд поддерживается почти на постоянном уровне все время действия раздражителя или спадает в достаточной мере медленно, и фазические, у которых частота импульсации быстро уменьшается до уровня спонтанной или до нуля.

Известно, что в зависимости от условий стимуляции возможен переход от одной формы ответа к другой. Так, увеличение площади тестового пятна в центре РП приводит к смене длительно поддерживаемого тонического ответа на быстро обрывающийся фазический вследствие более быстрого развития торможения [Глезер, 1967; Глезер, Бертулис, 1967]. Показано, однако, что при применении минимального по площади еще вызывающего ответ пятна, т. е. когда влияние периферии очень мало, нейроны устойчиво распадаются на фазический и тонический типы [Cleland et al., 1979]. Возникновение раздельной фазической и тонической организации локализовано в месте перехода от биполяров к ганглиозным клеткам. Аналоговые процессы, разыгрывающиеся на уровне первого и второго нейронов зрительного пути, тоничны.

В рассмотренной выше работе Доулинга и Верблина [Dowling, Werblin, 1969] доказывается, что РП, образованные прямой связью биполяров с ганглиозными клетками, сохраняют тонические свойства. В том случае, когда стык биполяров и ганглиозной клетки осложнен деятельностью амакринов, создающих добавочное торможение, РП приобретает фазические свойства. Хорошим примером того, что добавочное торможение обеспечивает фазичность, является следующий факт. Прослежено сочленение одного нейрона в сетчатке с нейроном НКТ, к которому подходил аксон первого [So, Shapley, 1979]. X-нейрон сетчатки был тоническим; X-свойства в нейроне НКТ сохранились, но он был фазическим.

Можно говорить скорее о тенденции к тому, что X-нейроны тоничны, а Y-нейроны фазичны, чем об установленной корреляции. Трудности уже в том, что не совсем ясно, какой тип ответа считать фазическим, а какой — тоническим, особенно на уровне НКТ. Зачастую к тонической относят ту форму ответа, которая в сетчатке принята за фазическую. Это неудивительно, так как торможение в полях НКТ сильнее выражено благодаря развитой сети, служащей для создания возвратного торможения, и усилению латерального торможения. Уже в сетчатке обнаружены X-нейроны с фазическим ответом [Hochstein, Shapley, 1976]. В НКТ их очень много.

В то же время есть хорошая корреляция между размером РП и его пространственно-частотной настройкой. Клеланд с соавторами [Cleland et al., 1979], отводя спайки от ганглиозных клеток сетчатки кошки, наблюдали как у фазических, так и у тонических клеток увеличение размера поля и соответственно уменьшение разрешаемой нейронами ПЧ по мере увеличения эксцентриситета. У нейронов обоих типов при возрастании эксцентриситета от 0 до 10° размер поля увеличивался примерно в 3 раза. Но размер полей фазического типа всегда оставался при данном эксцентриситете больше такового полей тонического типа в 2—3 раза. Соответственно они различались и по разрешающей способности. О том, что РП большего размера имеют более быстрые временные характеристики, свидетельствуют психофизические данные и их сопоставление с нейрофизиологическими [Barlow, 1958; Глезер, 1965]. Отсюда Ленни [Lenny, 1980b] заключает, что большая фазичность Y-клеток — лишь следствие их большей величины.

Учитывая все сказанное, можно думать, что более быстрое реагирование фазических нейронов (это сказывается в том, что они предпочитают более высокие временные частоты, чем тонические нейроны) — следствие не Y-свойств, связанных с существованием нелинейных субъединиц, а большего размера линейного механизма. Организация же этого механизма у X- и Y-полей одинакова.

Интерес для последующего обсуждения представляет также количественное соотношение между X- и Y- полями. Эксперименты на кошках показали, что вряд ли можно говорить об одинаковом числе X- и Y-нейронов. При использовании вольфрамовых микроэлектродов Y-нейроны составляют около 40 % от всех исследованных. Но вольфрамовые микроэлектроды подбирают преимущественно

большие клетки. Если же использовать более универсальные микропипетки, то в area centralis кошки Y-нейронов будет лишь 10%, и только с увеличением эксцентриситета количество их возрастает [So, Shapley, 1981]. У обезьяны в фовеа 7 % Y-нейронов [De Monasterio, 1978a, 1978b], но на периферии [в 10—20° от центра] их доля увеличивается до 65 %. Использовав результаты ряда морфологических и физиологических работ, Ленни [Lenny, 1980b] прикинул, какое число Y-волокон приходит в одну корковую гиперколонку (гиперколонка составлена полным набором соседних ориентационных колонок, охватывающих все ориентации; как увидим далее, это наиболее важная функциональная единица зрительной коры). Зрительное поле представлено всего 950 гиперколонками. По данным Ленни, каждая гиперколонка получает проекции от центральных Y-клеток; всего от 2 on- и от 2 off-нейронов. Это говорит о том, что Y-клетки играют какую-то весьма специальную, но пока еще неясную роль. Ленни считает, что Y-клетка регулирует чувствительность большого числа корковых нейронов. Кроме того, учитывая, что Y-нейронов больше на периферии поля зрения, можно допустить, что они сигнализируют здесь о движении.

Итак, можно предположить, что Y-нейроны — весьма специализированные клетки, не участвующие в передаче основной информации об изображении. Мы старались показать, что Y-нейроны не играют существенной роли в передаче изображения и выполняют другие функции. Это было необходимо, поскольку в огромном числе психофизических исследований выводы базируются на различиях X- и Y-систем, отождествляемых с тоническими и фазическими нейронами.

Одновременно с рассмотренными выше двумя классификациями (X- и Y-нейроны, фазические и тонические) предложена еще одна [Глезер и др., 1971], основанная на следующих экспериментах. Зависимость величины ответа поля НКТ от площади светового пятна имеет максимум при определенной площади. У РП типа I (перестраивающиеся поля) увеличение яркости пятна по отношению к фону (повышение контраста) сдвигает максимум в сторону пятен меньшей площади (рис. 6, *А*, *а*). Для полей типа II (неперестраивающиеся поля) положение максимума не зависит от контраста. Проведенные в последнее время эксперименты выявили у большей части перестраивающихся полей НКТ ряд новых свойств. При использовании стимулов низкого контраста график зависимости величины ответа от площади стимула имеет один максимум, а при увеличении контраста появляется второй максимум, смещенный в область меньших значений площади (рис. 6, *А*, *б—г*).

В опытах с движущимися через РП полосами высокого контраста также удалось выявить появление в центральной зоне двух, трех и более дополнительных пиков. Этот результат можно объяснить тем, что вопреки принятым представлениям о передаче один к одному от сетчатки к НКТ на самом деле центр нейрона НКТ образован мозаикой РП ганглиозных клеток. При низких контрастах РП ганглиозных клеток, входящих в РП нейрона НКТ, перекрыты

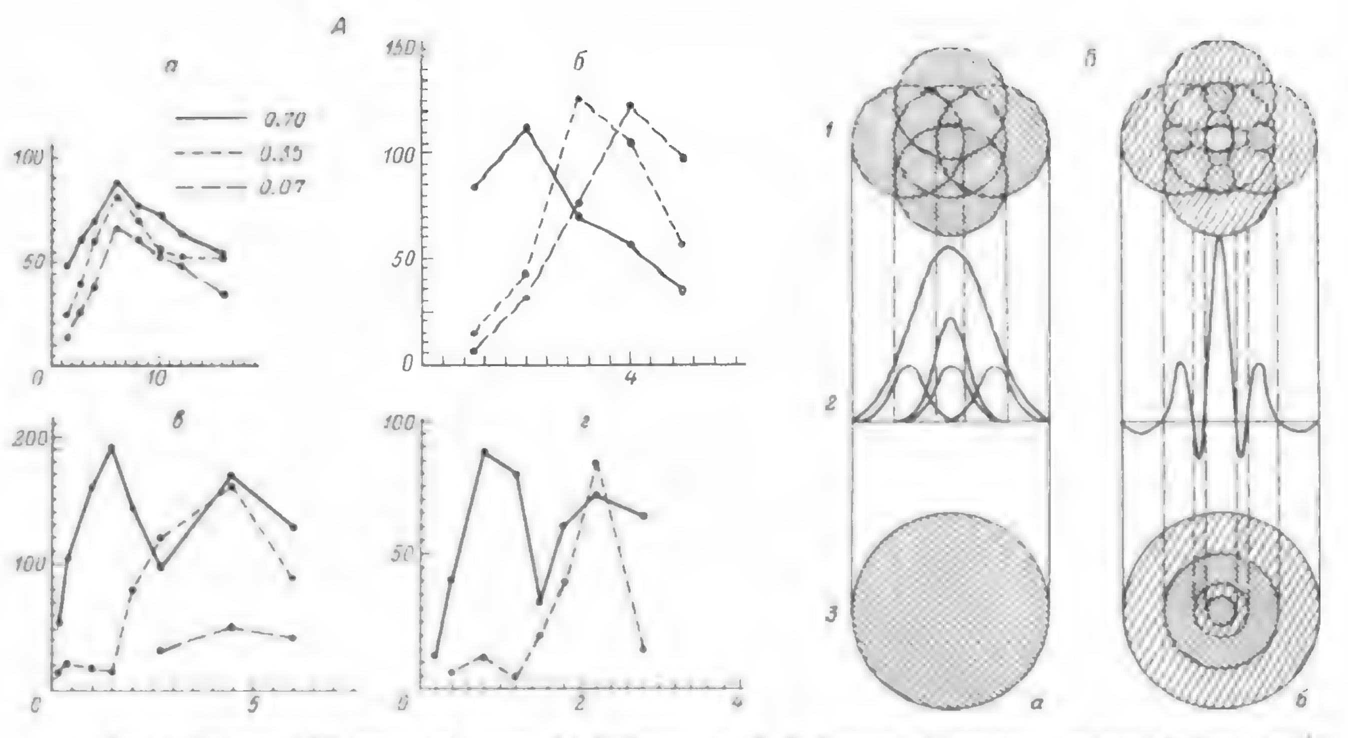


Рис. 6. Нейроны НКТ кошки (по данным Ю. Н. Данилова и В. Д. Глезера). *А* — зависимость ответа нейрона, имп/с, от диаметра тестирующего пятна, град, при различных контрастах стимула (*цифры у кривых*). *а* — неперестраивающиеся РП, *б—г* — перестраивающиеся РП. *Б* — схема РП нейрона НКТ, составленного регулярно расположенными субъединицами, при низком (*а*) и высоком (*б*) контрасте: *1* — субъединицы, *2* — весовая функция нейрона НКТ, *3* — вид РП в плане

(рис. 6, *А*), при высоких — РП ганглиозных клеток сужаются [Глезер, 1965], что ведет к разбиению РП НКТ на отдельные субзоны (рис. 6, *Б*).

О том, что РП ганглиозных клеток образуют упорядоченную мозаику, свидетельствует следующее. При измерении размеров РП НКТ в разных условиях стимуляции измеряли Δ-разницу в размерах одного и того же РП. Оказалось, что распределение значений дискретно с шагом 0.3°. Величины значений Δ для нейронов с разным эксцентриситетом составляют ряд 0.3, 0.6, 0.9, 1.2, 1.5, 1.8°. Величина 0.3° согласуется с размерами дендритного дерева X-нейронов сетчатки.

На основании теоретических представлений об оптимальной фильтрации более 25 лет назад И. И. Цуккерманом [1968] была предсказана возможность существования положительной зоны РП за тормозным периферическим кольцом. Действительно, такие поля обнаружены у некоторых ганглиозных клеток сетчатки кошки [Ikeda, Wright, 1972] и нейронов НКТ [Подвигин, 1979; Шевелев, Вердеревская, 1979]. Новые данные показывают, что при достаточно большом контрасте стимула и в центральной зоне выявляются дополнительные возбудительное и тормозное кольца, т. е. «весовая функция» в центре становится знакопеременной (рис. 6, *Б*). Описанный результат был предсказан на основании представлений о том, что система фильтров, составленная из РП зрительной системы, должна быть согласована с пространственным спектром реальных изображений [Цуккерман, 1978]. Показано, что для различных классов реальных изображений автокорреляционная функция при малом контрасте знакоположительна, убывая от центра к периферии. Соответственно, чтобы быть согласованной со спектром изображения, весовая функция центра РП, работающего при малом контрасте изображения, должна иметь аналогичный знакоположительный вид. При высоком контрасте оптимальны знакопеременные весовые функции *a*, которые определяются формулой

$$a(r) = \frac{2I_1(\omega_m r)}{\omega_m r},$$

где I_1 — функция Бесселя, ω_m — границы зоны пропускания ПЧ.

В последующих главах будем обсуждать гипотезу о том, что зрительная система осуществляет пространственно-частотную фильтрацию изображения. С точки зрения этой гипотезы, возникновение знакопеременной функции в центральной части РП при увеличении контраста имеет существенное значение для обработки зрительной информации. Из теории передачи сигналов следует, что в оптимально организованной зрительной системе (или ее искусственных аналогах) для передачи сведений о высокочастотных компонентах изображения необходимы фильтры подобного рода [Цуккерман, 1968, 1978]. В модельных экспериментах [Marr, Hildreth, 1980] показано, что использование фильтров, организованных таким образом, значительно усиливает передачу высоких частот. В пользу

такой трактовки свидетельствуют нейрофизиологические и модельные эксперименты [Lemck, Thibos, 1982; Soodak, 1986], в которых показано, что при высоких контрастах нейроны НКТ настроены на более высокие частоты. К обсуждению значений разделения нейронов на два класса по их способности к перестройке мы вернемся после описания нейронных сетей коры в связи с рассмотрением работы механизмов, лежащих в основе передаточной функции глаза.

Глава II

РЕЦЕПТИВНЫЕ ПОЛЯ СТРИАРНОЙ КОРЫ

Несмотря на сложную обработку зрительного сигнала в сетчатке и НКТ, основной принцип передачи зрительной информации на этом уровне не меняется. Распределению освещенности на рецепторах сетчатки более или менее соответствует распределение возбуждений нейронов конечного слоя зрительной подкорки. Разумеется, происходят существенные преобразования сигнала: снимается постоянная составляющая (в результате адаптации передаются только относительные значения изменений освещенности); латеральное торможение исправляет недостатки оптики глаза, выделяя контуры изображения, сохраняя и подчеркивая тем самым важную информацию, которая заключена в местах перепада освещенности. Адаптация и подчеркивание контуров существенны для снятия избыточности в передаваемом сигнале.

Другая важная операция по уменьшению избыточности совершается с помощью систем неперестраивающихся и перестраивающихся РП. Первые позволяют передать большое число градаций контраста по низким ПЧ, вторые описывают высокие частоты за счет потери градаций контраста (эту операцию рассмотрим ниже). Однако, несмотря на эти и другие преобразования, изображение остается изоморфным по отношению ко входу; следовательно, оно характеризуется большой избыточностью. А что же дальше? Какой гомункулус рассматривает это изображение и извлекает из него описание зрительного мира? Совершенно очевидно, что то огромное количество информации, которое имеется в сетчатке, мозг не может использовать. Конечное описание образа предмета в высших отделах зрительной системы содержит на несколько порядков меньше информации, чем то, которое существует на сетчатке [Глезер, Цуккерман, 1961]. Для дальнейшего сокращения избыточности требуется перейти к иному способу описания изображения. Из экспериментальных исследований нейронов коркового уровня очевидно, что там происходит переописание сигнала.

1. ГИПОТЕЗЫ ОБ ОПИСАНИИ ИЗОБРАЖЕНИЙ

В настоящее время конкурируют две гипотезы о природе такого переописания: детекторная и пространственно-частотная. Зачастую спрашивают, не терминологическое ли это разногласие, и в таком сомнении есть доля истины. Но все же в основном эти гипотезы существенно различаются. Мы неоднократно будем возвращаться к этому вопросу, а пока сформулируем лишь самые основные различия.

Детекторная гипотеза была выдвинута на основе фундаментальных исследований Хьюбела и Визела [Hubel, Wiesel, 1959, 1962], показавших, что РП зрительной коры в отличие от круглых полей сетчатки и НКТ обладают пространственной анизотропией. РП не отвечают на диффузное освещение сетчатки, но хорошо реагируют на полосы и края определенной ориентации. Эта гипотеза обоснована и теоретически [Глезер, Цуккерман, 1961; Barlow, 1961; цит. по: 1974]. Детекторная гипотеза предполагает существование операторов, выделяющих наиболее часто встречающиеся элементы изображения: линии, углы, площадки, узлы и т. п. Переход от поточечного описания к описанию по более крупным элементам изображения позволяет существенно снизить избыточность. Логическое развитие этой идеи ведет к предположению, что в дальнейшем эти элементы склеиваются в еще более крупные единицы — и возникают гностические нейроны [Konorski, 1970], РП которых настроены на определенные сложные изображения.

Пространственно-частотная гипотеза предполагает, что в зрительной коре осуществляется переход к описанию квазиголографического типа, т. е. что кодируется значение сигнала не в одной отдельно взятой точке, а распределенное по какой-то ее окрестности (кусочное или локальное описание) или по всему полю зрения (глобальное). Как увидим далее, эти представления различаются так же сильно, как детекторная гипотеза от пространственно-частотной. Последняя гипотеза была выдвинута в разных странах: в Англии [Campbell, Robson, 1968], в СССР [Глезер, 1970; Кирвялис, 1970], в США [Kabrisky, 1970; цит. по: Ginsburg, 1976; Pollen, Lee, 1971].

Согласно пространственно-частотной гипотезе, корковые РП описывают изображения, разлагая их по какой-то системе базисных функций. Наиболее простым примером такой системы является тригонометрический ряд Фурье (рис. 7, *а*). Например, простейшую ступенчатую функцию можно описать в декартовых координатах, задав ее значения по оси Y при изменении $X: Y = f(X)$. Но ту же функцию можно описать, определив значения коэффициентов гармоник — периодических колебаний разной частоты, которые являются здесь базисными функциями. На схеме внизу видно, что сложение гармоник, взятых с соответствующими коэффициентами, дает приближение к исходной функции. Функция восстанавливается тем точнее, чем более высокочастотные гармоники используются. Если есть набор фильтров, откликающихся на разные частоты, то можно описать любую функцию набором ответов фильтров, т. е. коэффициентов разложения. Для простоты мы рассматриваем здесь одномерный случай. Изображение же двумерно; однако, как увидим далее, это лишь усложнит аппарат описания, но не изменит существа дела.

Для того чтобы лучше уяснить разницу между представлениями о РП как о детекторах или фильтрах ПЧ, рассмотрим следующий пример. Как известно [Hubel, Wiesel, 1962], простое корковое поле не отвечает на диффузное освещение сетчатки, но реагирует на полосу определенной ширины и ориентации. В то же время поле

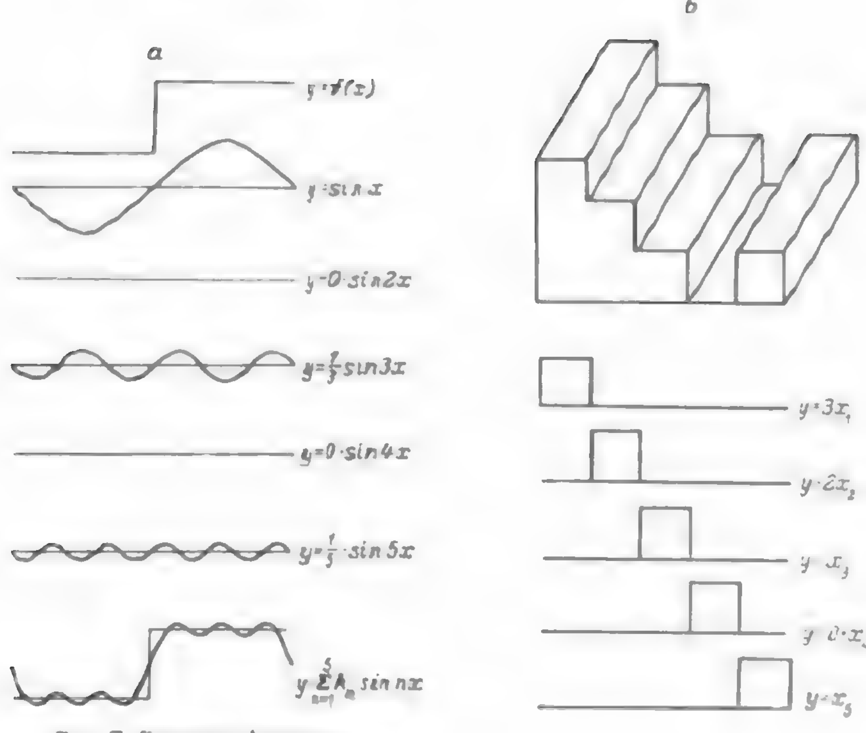


Рис. 7. Базисные функции.
Объяснения в тексте.

ответит на небольшое пятно, занимающее часть его возбудительной зоны и не захватывающее тормозной периферии. Можно получить одинаковую реакцию на полосу и пятно, если подобрать яркость пятна больше яркости полосы. Таким образом, поле не является, строго говоря, детектором, настроенным на выделение полосы. Следовательно, представление о детекторе в прямом смысле этого слова, т. е. об операторе, который отвечает только на данный элемент изображения [Marr, 1987], не соответствует действительности.

Нам могут возразить: если поле зрения перекрыто набором детекторов линий разных ориентаций и в разных положениях, то по сопоставлению их ответов последующий слой может легко различить, что предъявлялось: пятно или полоса. Это совершенно верно. Но дело в том, что тогда мы не имеем права говорить о детекторах линий и должны говорить о системе базисных функций. Пример такой системы (в одномерном случае) представлен на рис. 7, *б* [Harmuth, 1975]. Такая система, как и на рис. 7, *а*, является **ортогональным базисом**.

Детектор линии отвечает только на линию, и его не должны интересовать никакие другие стимулы. Фильтр же реагирует на

любой стимул. Его ответ, если фильтр линеен, определяется сверткой стимула с весовой функцией фильтра. Правильность утверждения, что РП зрительной коры — фильтры, может быть проверена в количественном эксперименте, цель которого — идентифицировать РП, т. е. дать такое описание его в терминах теории управления, которое позволяет рассчитать ответ поля на любой сигнал на его входе и сопоставить результаты расчета с ответами реального поля. Такие эксперименты будут описаны ниже.

2 ОСНОВНЫЕ КЛАССЫ РЕЦЕПТИВНЫХ ПОЛЕЙ

Хьюбел и Визел [Hubel, Wiesel, 1962] предложили разделить РП на простые, сложные и сверхсложные. Простое поле составлено одной, двумя и тремя возбудительными зонами (on или off), вытянутыми в определенном направлении. Увеличение площади стимула (светлого — в on-зоне, темного — в off-зоне) приводит к возрастанию импульсного ответа, пока стимул не выйдет за пределы возбудительной зоны. Дальнейшее увеличение площади стимула способствует торможению ответа вплоть до его полного подавления. Благодаря такой организации простое поле отвечает только на полосу определенной ширины и ориентации.

В сложном поле максимальный ответ вызывается полосой более узкой, чем ширина поля. Расширение полосы ведет к подавлению ответа. В то же время (сравнительно с шириной сложного поля) полоса вызывает ответ в разных его участках. On- и off-зоны в большинстве сложных полей перекрыты полностью или частично, поэтому мелькающая стационарная полоса дает on—off-ответы. Но встречаются сложные поля с раздельными on- и off-зонами. В класс сверхсложных полей включены сложные поля, у которых увеличение длины полосы ведет к уменьшению ответа. Позднее показано [Dreher, 1972], что это можно наблюдать не только в сложных, но и в простых полях.

Классификация РП методом включения и выключения стационарных полос разной ширины — длительный и трудоемкий процесс. Кроме того, часть полей отвечает только на движущиеся стимулы. Поэтому предложены были другие критерии, основанные на тестировании полей движущимися стимулами [Pettigrew et al., 1968]. Согласно этим критериям, простые поля дают более слабые ответы (пиковая частота меньше 100 имп/с), чем сложные (более 100 имп/с). Величина простого поля, определенная по ответу на движущийся стимул, меньше (около 1°) сложного (около 3°). Простые поля дают максимальный ответ на более медленное движение (2°/с), чем сложные (5°/с). Простые поля в отличие от сложных не обладают спонтанной импульсацией. Эта классификация получила широкое распространение. Однако нет доказательств того, что она совпадает с первоначальной классификацией Хьюбела и Визела. Если пользоваться критериями Хьюбела и Визела, то обнаруживаются простые поля со спонтанной импульсацией и сложные без таковой [Gilbert,

1977]. Размер РП зависит от эксцентриситета [Hubel, Wiesel, 1974b; Albus, 1975]. При измерении оптимальных скоростей различные авторы получают разные цифры [Pettigrew et al., 1968; Movshon, 1975; Gilbert, 1977, и др.]. Оптимальная скорость для данного РП — простого или сложного — зависит от того, на какую ПЧ оно дает максимальный ответ. Поэтому критерии, предложенные Петтигрю с соавторами [Pettigrew et al., 1968], можно рассматривать лишь как вспомогательные.

Классификация корковых нейронов на простые и сложные прочно укоренилась, и мы будем придерживаться ее. Следует, однако, сказать, что, как будет обсуждаться далее, *с функциональной точки зрения основным является разделение нейронов на два типа: линейные и нелинейные.* Мы будем отождествлять простые нейроны с линейными, а сложные — с нелинейными. Это следует оговорить, так как некоторые авторы зачисляют в разряд простых некоторые нелинейные нейроны. У линейных выполняется принцип суперпозиции, у нелинейных — нет. Согласно принципу суперпозиции, два стимула в разных участках РП (А и В), вызывающие поодиночке ответы R_A и R_B, будучи представлены вместе, вызывают ответ $R_{A+B} = R_A + R_B$. Важно подчеркнуть, что речь идет об алгебраической суммации, т. е. суммации возбудительных (положительных) и тормозных (отрицательных) ответов. В on-зоне простого линейного нейрона посветление вызывает возбуждение, потемнение — торможение, в off-зоне — наоборот.

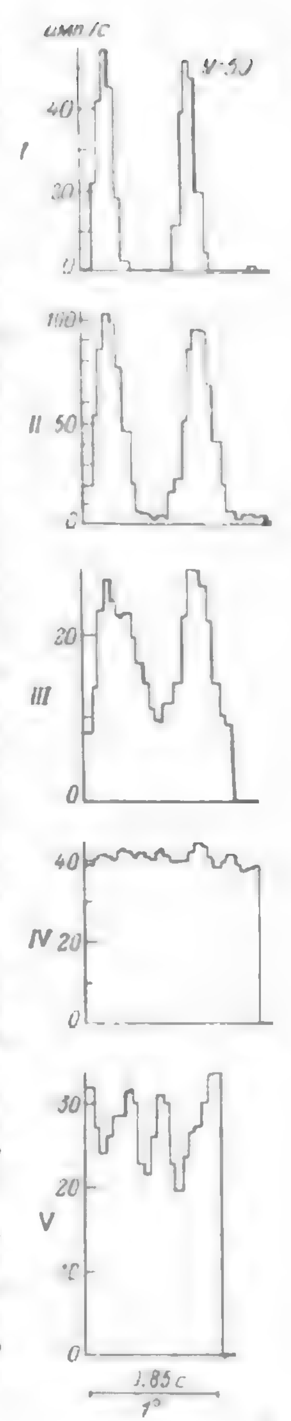
Говоря о линейности нейрона, следует иметь в виду ограничения, накладываемые физиологической организацией нейрона на применение математической теории при описании его функции. Так, в строго математическом значении нейрон не может быть линеен хотя бы потому, что при росте интенсивности стимула ответ не может возрастать вследствие насыщения до бесконечности.

Существенная нелинейность возникает также потому, что в импульсной активности не отображается отрицательной компоненты мембранного потенциала. Таким образом, в импульсном ответе не содержится отрицательной фазы сигнала, т. е. сигнал подвергается полупериодному выпрямлению. Поэтому ответ простого линейного нейрона на прохождение через его РП синусоидальной решетки с периодом, равным периоду весовой функции нейрона, имеет характерный вид полуволны (рис. 8, *1*), т. е. импульсация идет в течение полупериода ответа, когда светлая полоса решетки совпадает с on-зоной, а темная — с off-зоной. Во время второго полупериода, когда решетка сдвинута по фазе на 180°, нейрон молчит, так как мембранный потенциал отрицателен. О степени линейности нейрона можно судить по соотношению f_1/f_0, где f_1 — амплитуда ответа, а f_0 — амплитуда усредненного ответа за период. Это отношение характеризует количественно модуляцию ответа и, следовательно, линейность нейрона. У линейного нейрона

$$f_1/f_0 = 1/\int (\sin x dx/\pi) = \pi/2 = 1.57.$$

Рис. 8. ПСГ ответов нейронов стриарной коры кошки на синусоидальные решетки оптимальной ПЧ (по Глезер и др., 1989).

Время анализа ограничено временем прохождения двух периодов решетки. I — линейный нейрон; II—V — нелинейные нейроны разных типов. Здесь и далее N — число повторений



Отклонения от этой величины свидетельствуют о нелинейности. У нелинейных сложных нейронов с перекрытыми on—off-зонами ответ на проходящую решетку не модулирован (рис. 8, IV) или же, если величина РП мала (нейроны типа В), происходит удвоение частоты (рис. 8, V). Наконец, наблюдались нейроны, у которых на немодулированную компоненту была наложена модулированная разной степени выраженности (рис. 8, II, III), свидетельствующая о том, что нейрон обладает как линейными, так и нелинейными свойствами. Более подробно это будет обсуждено ниже.

Классификация нейронов по линейности имеет определяющее значение в функциональном отношении потому, что из ответов линейных нейронов, объединенных в систему базисных элементов, можно полностью восстановить сигнал (с известными ограничениями, о которых будет сказано далее). Следовательно, линейные нейроны служат для полного описания (кодирования) изображения.

Роль нелинейных нейронов, как будет показано далее, — в измерении некоторых параметров изображения. Но в основном эти нейроны служат для выделения фигуры из фона: сложные и гиперсложные — для выделения формы, образованной однородной текстурой; дирекциональные — для выделения фигуры, образованной однородно движущимися элементами; бинокулярные — с помощью механизмов стереопсиса.

Очевидно, что здесь обсуждается лишь линейность по пространству. Временные свойства ответов нейронов могут не учитываться для пространственного описания. Так, дирекциональные нейроны, нелинейные по временным параметрам, могут быть линейны по пространственным.

Существуют нейроны, обладающие как линейными, так и нелинейными компонентами. С этим мы уже столкнулись в предыдущей главе: Y-нейроны обладают линейными и нелинейными свойствами.

3 ОРГАНИЗАЦИЯ РЕЦЕПТИВНЫХ ПОЛЕЙ: ИЕРАРХИЧЕСКАЯ ИЛИ ПАРАЛЛЕЛЬНАЯ?

Хьюбел и Визел [Hubel, Wiesel, 1962] предложили иерархическую схему организации РП зрительной коры. Согласно этой схеме, простое поле образовано конвергенцией на выходной нейрон полей НКТ, центры которых лежат на прямой линии. Из нескольких параллельно ориентированных и лежащих рядом простых полей, конвергирующих на общий выходной нейрон, формируется сложное поле. Экспериментальная проверка этой схемы заключалась в измерении ЛП ответов корковых нейронов простого или сложного типа при электрическом раздражении зрительной радиации или нижележащих отделов. Первая работа [Denney et al., 1968] как будто бы подтвердила правильность иерархической модели: ЛП спайка при электрическом раздражении зрительной радиации оказался у сложного нейрона на одну синаптическую задержку больше, чем у простого. Однако повторение этих опытов на больших выборках нейронов показало, что время проведения возбуждения от нейронов НКТ до корковых нейронов как простых, так и сложных полей одинаково и равно одной синаптической задержке. Например, 40% сложных полей активируется моносинаптически, а вопрос об остальных сложных полях остается открытым [Hoffmann, Stone, 1971].

Позже получила широкое распространение точка зрения, согласно которой системы простых и сложных полей не находятся в иерархическом соподчинении, а имеют параллельные входы от нижнего уровня [см. обзор: Henry, 1977]. Однако применение более изощренных методов исследования (внутриклеточные отведения, одновременное раздражение во время исследования ретикулярной формации, способствующее выявлению всех интернейронных связей благодаря повышению возбудимости корковых нейронов) показало, что, хотя первоначальная иерархическая схема полностью не подтверждается, она все же более точно отражает истинную организацию полей. Так, по данным Тойамы с соавторами [Toyama et al., 1971, 1977], простые и сложные поля, расположенные в слоях III—V, получают возбуждающие влияния из НКТ моносинаптически, а тормозящие — дисинаптически. В то же время сложные и сверхсложные поля слоя II возбуждаются дисинаптически, а тормозятся трисинаптически. Шпитцер и Хохштейн [Spitzer, Hochstein, 1987], используя метод Фурье-анализа ПСГ, показали, что характеристики сложных нейронов соответствуют простым нейронам, но не Y-нейронам НКТ. Эти данные говорят об участии простых нейронов в образовании сложных.

Помимо нейронов с моно- или с полисинаптическим входом существуют клетки с комбинированным (моно- и полисинапти-

ческим) входом [Singer et al., 1975]. Простые поля преимущественно моносинаптические (61%); кроме того, имеются полисинаптические (17%) и комбинированные (22%). Сложных полей с моносинаптическим входом всего 34%, а остальные либо полисинаптические (32%), либо комбинированные (34%). Опыты с маркированием нейронов после определения их РП показали, что выходными нейронами простых полей являются звездчатые клетки, сложных — пирамиды [Kelly, van Essen, 1974]. Это также свидетельствует в пользу иерархической модели.

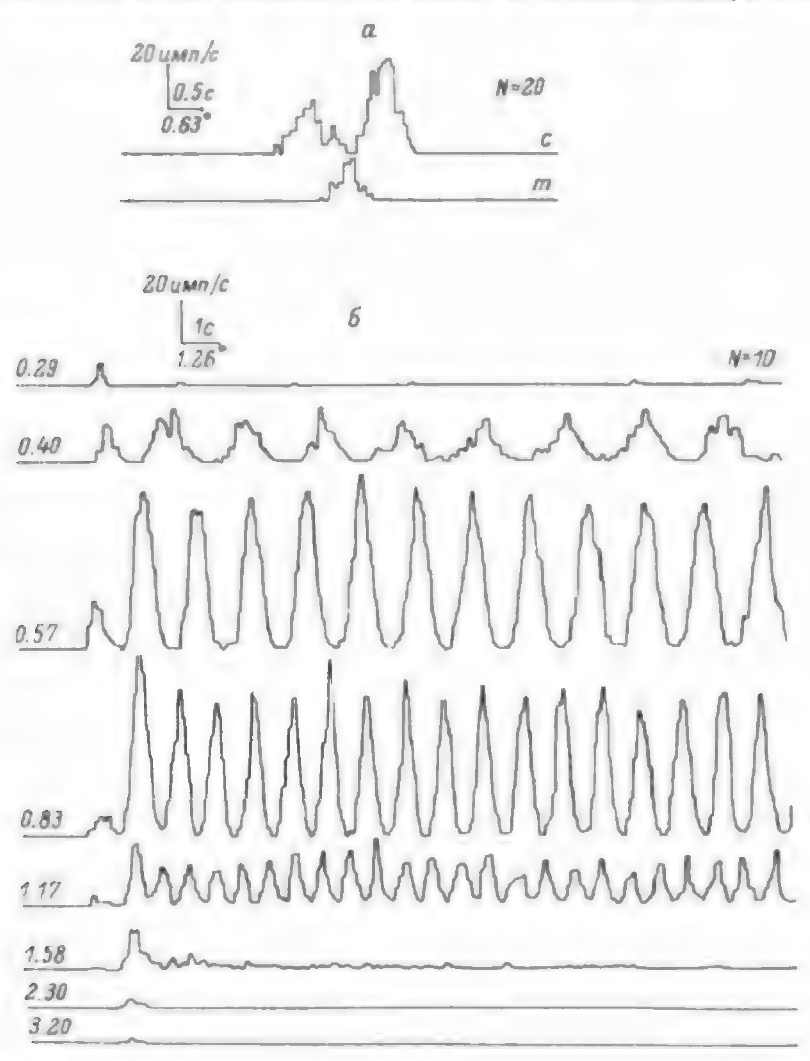
4. НЕЙРОФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ ЛИНЕЙНОГО ПРОСТОГО ПОЛЯ

Согласно первоначальному предположению Хьюбела и Визела [Hubel, Wiesel, 1962], простое РП зрительной коры образовано линейкой полей НКТ, нейроны которых конвергируют на корковый нейрон. Возбудительные и тормозные зоны коркового поля являются отображением возбудительных и тормозных зон полей НКТ, и пространственная интеграция возбудительного и тормозного процессов осуществляется на докорковом уровне. Следует, однако, отметить: авторы допускают возможность того, что некоторые афференты полей НКТ могут оканчиваться тормозными синапсами на корковом нейроне.

Экспериментальные данные [Creutzfeldt, Ito, 1968] позволили предположить, что на корковый нейрон сходится небольшое число (2—4) on- и off-полей НКТ. На основании изучения профилей активности, полученных при движении темного и светлого краев через поле, к аналогичному выводу пришли и другие исследователи [Bishop et al., 1971]. При этом они выявили on- и of-разрядные центры. По мнению Бишопа с соавторами, разрядные центры (возбудительные зоны) коркового поля образованы афферентами on- и off-субполей НКТ, оканчивающимися на выходном нейроне коркового поля возбудительными синапсами, а тормозные зоны через интернейроны — тормозными синапсами. Таким образом, пространственная интеграция возбудительных и тормозных процессов осуществляется на корковом уровне. Несколько позже сотрудники той же лаборатории [Dreher, Sanderson, 1973] пришли к противоположному выводу. Регистрируя ответы полей НКТ на светлые и темные края, они получили такие же профили активности, которые были описаны для простого поля коры. На этом основании Дрейер и Сандерсон сделали вывод, что описанные Бишопом с соавторами разрядные центры в простом поле отображают свойства геникулярного входа в корковый нейрон и что корковое поле получает прямой возбудительный вход от on- или off-центрального нейрона НКТ, но не от обоих. Лишь такие свойства простых полей, как дирекциональная и ориентационная чувствительности, определяются нейронными сетями коры. С этими соображениями согласились и другие исследователи, в том числе Бишоп и Крейцфельд [Lee et al., 1977].

(Забегая вперед, скажем, что первоначальные представления Крейцфельда и Ито, а также схема Бишопа с соавтрами оказались ближе к действительности, чем схема Дрейера и Сандерсона).

Хеггелунд [Heggelund, 1986a, 1986b] представил модель простого нейрона, в которой on- и off-зоны с возбудительным и тормозным эффектами образованы двумя субполями НКТ: on и off. Эта схема более сложна, но тем не менее справедливо фон дер Хейдт [von der Heydt, 1987] в своем обзоре назвал ее слишком экономной. Она не удовлетворяет основному принципу модельной организации нейронов зрительной коры. Этот принцип, впервые введенный для ганглиозных клеток Хохштейном и Шепли [Hochstein, Shapley, 1976]



и последовательно проведенным в ряде работ для корковых нейронов [Movshon et al., 1978; Глезер и др., 1980а; Hochstein, Spitzer, 1984], дал, как мы увидим далее, вполне удовлетворительные результаты. Он гласит: *модель коркового нейрона можно представить в виде линейных субъединиц, нелинейно суммирующихся на корковом сложном нейроне.* Нелинейность суммации заключается в том, что ответы субъединиц подвергаются полупериодному выпрямлению.

Разобраться в организации устройства для обработки информации, каковым является РП, и построить его модель можно, используя методы теории связи. Исследовать линейную систему можно по ответам ее на Δ-импульс и на частотные сигналы. Практически РП изучены нами с помощью очень тонких (0.1°) светлых и темных полос, а также решеток разной ПЧ с синусоидальным распределением освещенности [Глезер и др., 1980а, 1980б, 1982г]. Полосы и решетки были ориентированы оптимально.

Ответ на тонкую полосу, проходящую через РП в направлении, перпендикулярном к оптимальной ориентации, характеризует профиль активности в этом направлении [Bishop et al., 1971], или, с точки зрения теории линейных систем, весовую функцию поля в направлении, перпендикулярном к оптимальной ориентации. Для линейной системы весовая функция определяет все ее свойства. Зная весовую функцию линейного РП, можно рассчитать его ответ R на любой стимул, подаваемый на поле:

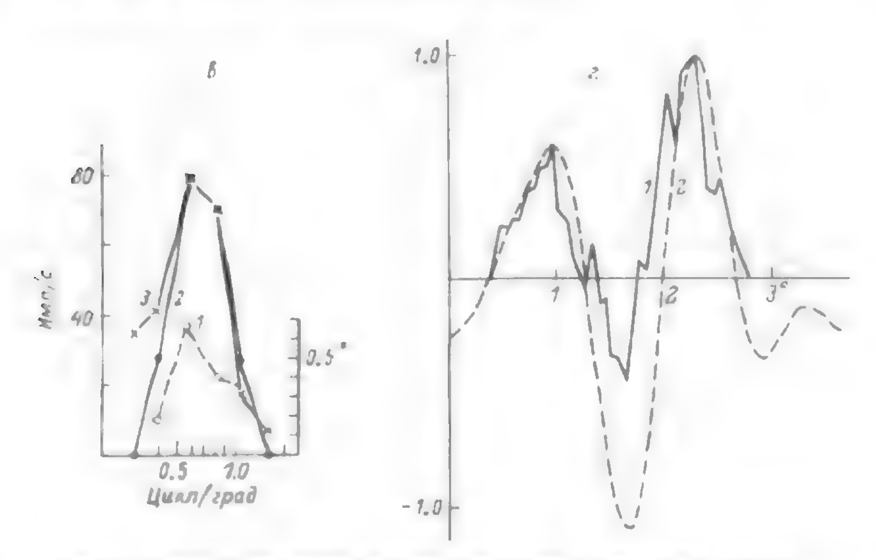


Рис. 9. Простое поле стриарной коры [по: Глезер и др., 1982в, 1982г]

а — ПСТ ответы нейрона на прохождение тонких (ширина 0.1°) светлой (с) и темной (т) полос через поле; *б* — ПСТ ответы на прохождение решеток разной ПЧ (цифры слева, цикл/град); *в* — фазовая (1) и амплитудные (2, 3) характеристики (2 — полученная в эксперименте, 3 — рассчитанная по ответу на прохождение полос); *г* — сравнение ответа на прохождение светлой и темной полос (1) с весовой функцией, рассчитанной по АФХ (2).

$$R = \int_{-D/2}^{D/2} \Omega(x)\, F(x)\, dx,$$

где D — размер поля, $\Omega(x)$ — весовая функция его, $F(x)$ — распределение освещенности стимула.

Исследовали ответы простого нейрона на движущиеся тонкие светлую и темную полосы (рис. 9, *а*). Необходимость применения кроме светлой полосы еще и темной обусловлена следующим. Можно предположить, что нейрон — линейная система, если выходом его считать мембранный потенциал, возникающий в выходном нейроне. Однако импульсация на выходе нейрона отражает лишь положительную компоненту потенциала на мембране нейрона, а отрицательная находит отражение только в том случае, если нейрон обладает спонтанной импульсацией: тогда отрицательный потенциал отображается в виде уменьшения спонтанной импульсации. В линейной системе негативный участок весовой функции отвечает минусом на положительный стимул и плюсом — на отрицательный. Поэтому выявить форму отрицательного участка весовой функции можно с помощью отрицательного стимула (темной полосы в нашем случае).

На рис. 9, *г* показаны две весовые функции, одна из которых рассчитана как алгебраическая сумма ответов на темную и светлую полосы, а другая — по ответам нейрона на движущиеся решетки разной ПЧ (рис. 9, *б*) следующим образом. По установившимся ответам на решетки была построена АФХ (рис. 9, *в*), из которой весовую функцию поля $\Omega(x)$ рассчитывали методом обратного Фурье-преобразования по формуле

$$\Omega(x) = \sum_{i=1}^{\infty} A_{\omega_i} \cos \omega_i (x - \varphi_{\omega_i}),$$

где A_{ω_i} — амплитуда ответа на решетку частотой ω, а $\varphi\omega_i$ — фаза.

Сравним полученную весовую функцию с весовой функцией, выявленной по ответам на тонкие полосы. В случае линейности поля они должны совпадать. У рассматриваемого нейрона (рис. 9, *г*) наблюдали хорошее наложение ответа на светлую полосу и неполное — на темную. У других нейронов такое совпадение может быть более или менее полным. Для убедительности сделаем перекрестную проверку: из ответа на полосы рассчитаем методом Фурье-преобразования амплитудную характеристику и сравним ее с полученной в опыте (рис. 9, *в*, *3* и *2*). Здесь также наблюдается достаточно хорошее совпадение. Все это свидетельствует о том, что данный нейрон почти линеен и имеет весовую функцию (рис. 9, *г*). Существование весовой функции с положительным и отрицательным участками означает, что нейрон отвечает возбуждением на прибавление света в положительном участке и торможением — на убавление его от нулевого уровня, а в отрицательном участке — нао-

борот. Приведение к нулевому уровню осуществляется сетчаткой (см. гл. 1).

Часть процедур, описанных выше, была выполнена в других работах [Movshon et al., 1978; Andrews, Pollen, 1979]. В первой лишь качественно сравнивали реконструированную весовую функцию с картой простого поля, по которой определяли, какие участки поля дают on-ответы, а какие — off. Во второй фазу не выявляли, реконструкцию весовой функции производили только по амплитудной характеристике; при этом предполагали, что поля обладают четной или нечетной симметрией. Однако такое предположение неоправданно. Проведенный нами эксперимент свидетельствует о том, что для совпадения весовых функций, полученных двумя методами, необходимо знание фазовой характеристики.

Весовая функция сохраняет свою форму с изменением скорости движения стимула (рис. 10). Этот факт важен для понимания роли полей в обработке зрительного сигнала.

Полученным результатам может соответствовать следующая конструкция поля (рис. 11, *а*). Положительный участок образован on- и off-центральными полями НКТ: первое оканчивается на выходном нейроне коркового поля возбудительным синапсом, второе — тормозным через интернейроны. Отрицательный участок образован off-полем с положительным выходом и on-полем — с отрицательным [Глезер и др., 1980а, 1980б].

Предложена схема организации поля, близкая к нашей (рис. 11, *б*) [Palmer, Davis, 1981]. Функционально обе схемы идентичны, но различаются они по организации нейронных соединений. В схеме Пальмера и Дэвиса тормозных интернейронов нет. Можно предложить компромиссный вариант схемы (рис. 11, *в*). Только специальные исследования смогут установить, какая из этих схем более верна. Однако для понимания того, как перерабатывается зрительный сигнал, что является нашей задачей, важна только форма весовой функции. Такая модель была названа в обзоре фон дер Хейдта [von der Heydt, 1987] пушпульной моделью простого поля по аналогии с электронными схемами.

Существование совмещенных антагонистических зон, выражающих линейные свойства поля, можно подтвердить в прямом опыте. Если простое поле обладает спонтанной импульсацией (или если вызвать фоновую импульсацию хаотическим перемещением второго стимула), то в профиле активности поля пикам на светлую полосу соответствуют провалы на темную и наоборот (рис. 12).

Необходимо ли допущение об оппонентных парах субполей для образования линейности? Известно, что центральная зона X-поля НКТ также обладает линейными свойствами (см. гл. 1). Допустим, что торможение фоновой импульсации в on-зоне в ответе на темную полосу на самом деле не результат возбуждения off-субполя, оканчивающегося тормозным синапсом на корковом нейроне, а отображение событий, разыгрывающихся на предыдущем уровне, в нейроне НКТ или даже в ганглиозной клетке сетчатки. Однако против такого допущения можно привести ряд возражений. Прежде всего

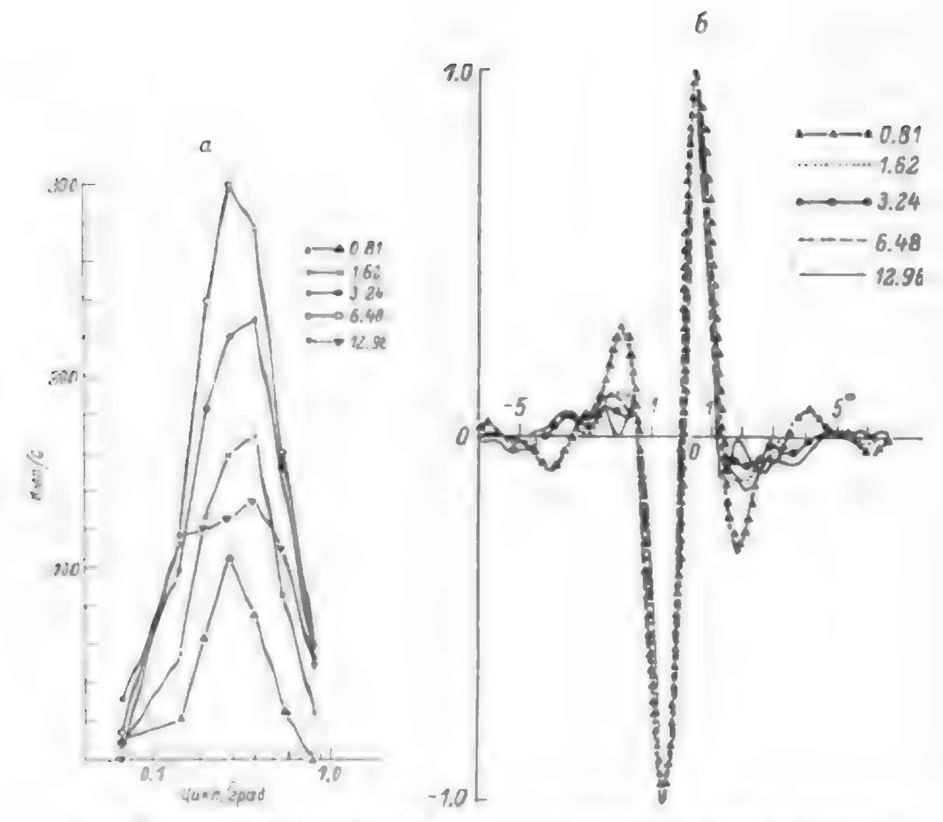


Рис. 10. Постоянство формы весовой функции независимо от скорости движения стимула

а — амплитудная характеристика нейрона простого поля, полученная при различных скоростях движения решетки (цифры у кривых, град/с); б — весовые функции, рассчитанные из АФХ (кривые нормализованы по отношению к ординате).

отметим, что, как уже обсуждалось выше, поля НКТ посылают в корковый нейрон импульсацию только тогда, когда они возбуждены. Правда, нейроны НКТ обладают спонтанной импульсацией и торможение проявляется в виде ее уменьшения, но средняя величина спонтанной импульсации порядка 10—15 имп/с слишком незначительна по сравнению с величиной ответа, чтобы принимать ее во внимание. Поэтому потерянная вследствие детекции на уровне НКТ линейность должна быть восстановлена на следующем уровне оппонентными парами субполей.

Линейные свойства коркового поля нельзя объяснить взаимодействием возбудительного и тормозного процессов на предыдущем уровне. Стимуляция on-зоны темной полосой тормозит не только ответ, возникающий на раздражение той же on-зоны светлой полосой,

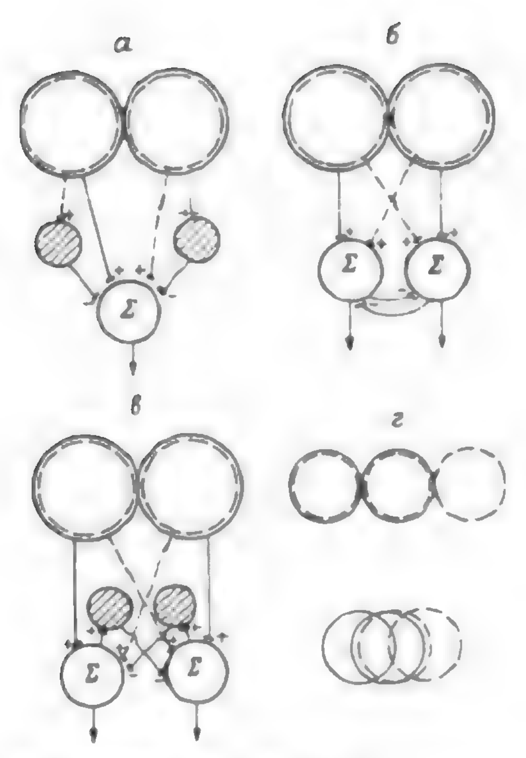


Рис. 11. Схемы нейронных сетей простого поля.

Сплошными линиями показаны on-субполя, штриховыми — off-субполя, заштрихованы — тормозные интернейроны, Σ — выходной нейрон, остальные объяснения в тексте

но и реакцию, вызванную стимуляцией off-зоны темной полосой. Аналогично стимуляция off-зоны светлой полосой также тормозит ответы с обеих зон. Если бы on- и off-зоны были составлены только on- и off-субполями предыдущего уровня, пусть линейными, то торможение в одном субполе не повлияло бы на ответ со второго. Последним (но не по силе!) аргументом является факт, что в отличие от РП НКТ в простых полях типа детектора полосы периферийные ответы возникают по обеим сторонам центра независимо от направления движения стимула. Одностороннее появление пика в полях НКТ объясняется отсутствием линейности на периферии РП; линейна только ее центральная зона, а пик возникает вследствие переадаптации (см. гл. I).

Схемы на рис. 11 являются упрощением. Есть основания считать, что каждая зона образована более чем одной парой оппонентных субполей. На рис. 13 приведены ответы на мелькания светлых и темных полос в разных участках РП. Выявляются тонические и фазные ответы в разных участках поля. При этом организация обоих полей

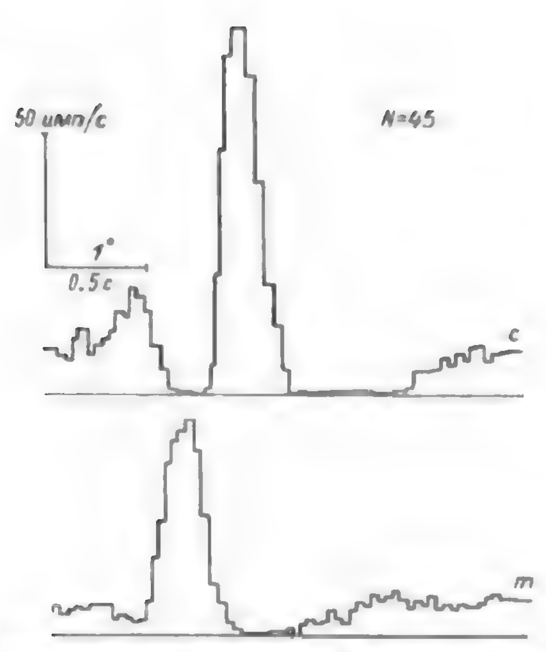


Рис. 12. ПСТ ответов нейрона простого поля, обладающего спонтанной импульсацией, на прохождение через поле светлой (с) и темной (т) полос шириной 0,1°

однотипна: одна половина центральной части образована тоническим субполем, другая — фазическим. Один боковой участок также дает фазический, другой — тонический ответ. Видимо, возбудительные зоны каждого из этих полей состоят по крайней мере из двух субполей, одно из которых — фазическое, другое — тоническое.

Для последующего обсуждения существенным является вопрос о форме весовой функции простого линейного нейрона (речь идет об одномерной функции в направлении, перпендикулярном к оптимальной ориентации). Основываясь на классической работе Габора, значение которой для понимания функционирования сенсорной системы мы будем обсуждать в специальном разделе (см. гл. III), Марцелла [Marčelja, 1980] предположил, что весовая функция простого нейрона может быть описана в виде Габорова элемента — синусоиды или косинусоиды, промодулированной гауссианом:

$$R(x) = \exp(-(x - x_0)^2/2\sigma^2)\sin(2\pi fx - \varphi),$$

где σ — параметр, определяющий ширину модулирующего гауссиана; f — частота; φ — фаза синусоидальной составляющей. На рис. 14 представлены примеры таких весовых функций с разными параметрами.

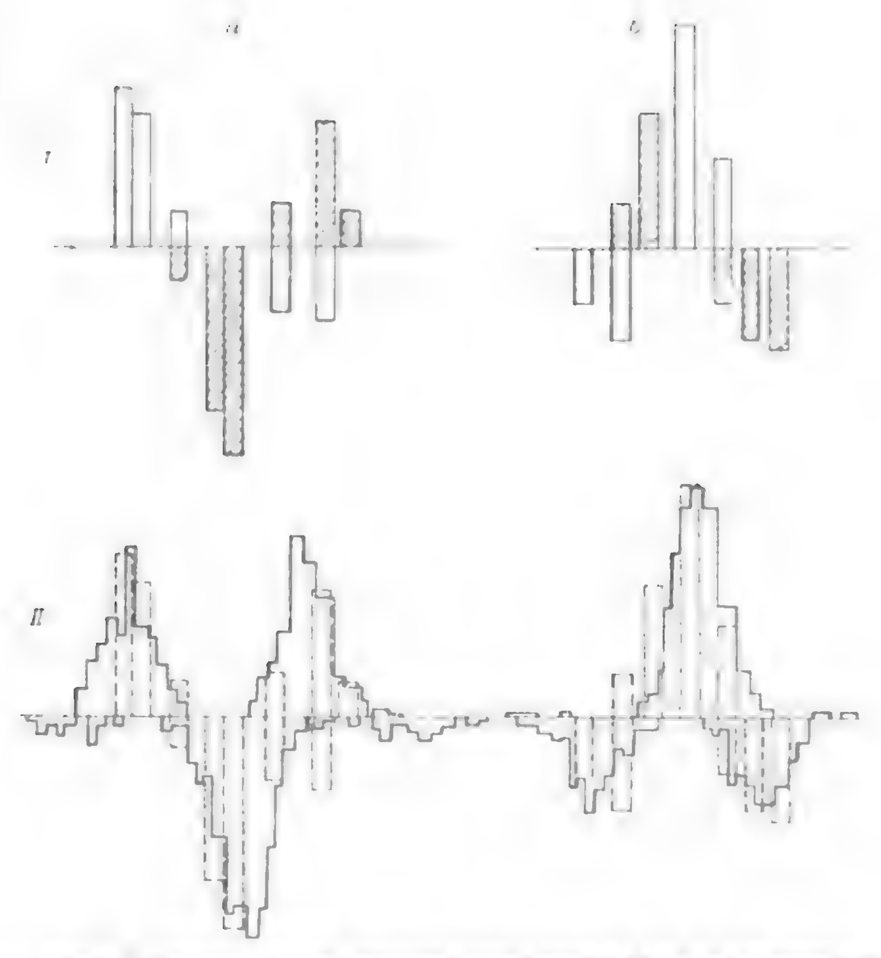


Рис. 13. Сравнение ответов нейронов простых полей с off- (а) и on-центром (б) на движение и мелькание стимула [по: Глезер и др., 1982в, 1982г]

I – ответы на мелькание световой полосы: *столбики вверх* – on-ответы, *вниз* – off-ответы; *светлые столбики* – фазические ответы, *заштрихованные* – тонические; *II* – ответы на мелькающие полосы наложены на ответы на движущиеся

В ряде работ [Field, Tolhurst, 1986; Jones, Palmer, 1987] были получены доказательства в пользу такого предположения.[1] Филд и Толхерст [Field, Tolhurst, 1986] предложили метод оценки точности описания весовой функции Габоровым элементом. Они воспользовались тем, что ПЧХ, полученная Фурье-преобразованием Габорова

[1] В последнее время выдвинуто предположение [Wilson et al., 1990], что весовая функция может быть точнее описана не элементом Габора, т. е. косинусоидой, промодулированной гауссианом, а высшими производными гауссиана, или (что то же самое) функциями Эрмита. Следует сказать, что различия в функциях столь малы, что в этом случае они являются скорее академическими и вряд ли могут иметь значение для физиологического эксперимента или модели.

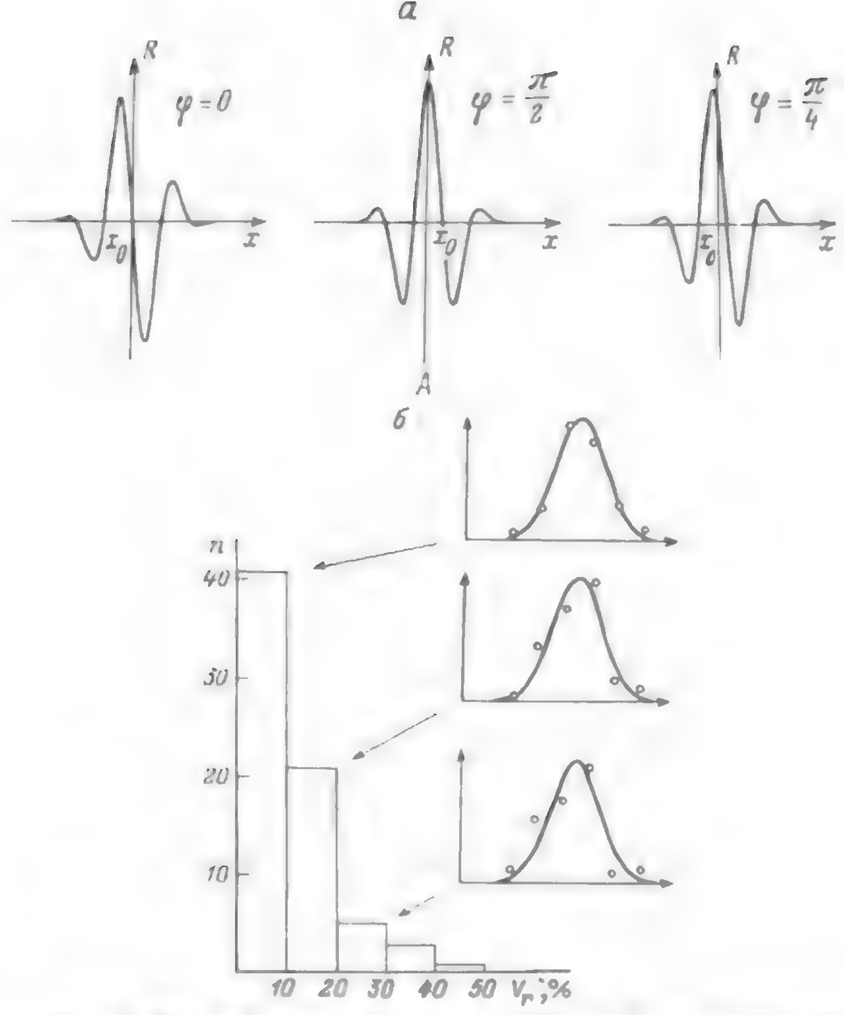


Рис. 14. Весовые функции нейронов стриарной коры (по данным А. Плескачаускаса)

а — примеры функций Габора; б — гистограмма распределения V_r и примеры аппроксимации, соответствующие разным значениям V_r; n — число нейронов, остальные объяснения в тексте

элемента, имеет форму гауссиана. Для оценки аппроксимации весовой функции авторы предложили формулу

$$V_r = \sum (E(k) - G(k))^2 / \sum (E(k) - \bar{E})^2 \cdot 100\%,$$

где V_r — нормализованное остаточное несоответствие, $E(k)$ — значение амплитуды экспериментальной ПЧХ при k-той частоте, $G(k)$ — значения гауссиановской кривой, $\bar{E}$ — среднее значение эксперимен-

тальной ПЧХ. А. Плескачаускас использовал эту формулу для оценки нейронов, строго соответствовавших критерию линейности (см. рис. 8 и его обсуждение). Приведенные на рис. 14 результаты свидетельствуют о том, что большинство значений (87%) не превышает 20%-го уровня. Это позволяет говорить о соответствии экспериментальных ПЧХ гауссиану.

Форма весовой функции в виде элемента Габора предполагает, что боковые доли функции имеют меньшую амплитуду, чем центральные. Это позволяет предположить, что если уровень детекции — порог возникновения импульсного ответа — достаточно высок, то ответа на одиночную полосу с боковых субзон может не возникнуть, хотя при стимулах, перекрывающих все РП, они дают вклад в ответ. Это предположение было подтверждено в следующих экспериментах.

Результаты опытов, в которых регистрировали ответы простых нейронов на движущиеся через РП решетки оптимальной ориентации и оптимальной ПЧ, но с разным числом периодов в решетке, приведены на рис. 15 и 16. Такой метод был впервые применен в работе Глезера с соавторами [1973б] с использованием прямоугольных решеток и в работе Де Валуа с соавторами [De Valois et al., 1985] с использованием синусоидальных решеток. В опытах, описываемых здесь, применялись синусоидальные решетки.

Увеличение числа периодов в стимуле вело к увеличению ответа до определенного предела. После этого ответ не менялся (рис. 16) или уменьшался (рис. 15).

Весовая функция нейрона на рис. 15, *а*, полученная с помощью полос, т. е. обычным методом, составлена двумя периодами. Соответственно с увеличением числа периодов в решетке ответ растет и достигает максимума, когда число периодов в стимуле равно двум. Рассмотрим этот результат более подробно. Когда решетка, состоящая из одного периода, движется через РП, возникают два пика ответа в те моменты времени, когда период решетки совпадает с периодом весовой функции. Оба пика равны по амплитуде. Когда стимул, состоящий из двух периодов, входит в РП и первый период стимула совпадает с первым периодом весовой функции, то ответ той же амплитуды, что и в случае однопериодного стимула. Однако, когда оба периода стимула совпадают с обоими периодами весовой функции, ответ увеличен вдвое. Это означает соблюдение закона суперпозиции — основного критерия линейности. Данный нейрон вне классической зоны РП имел еще нелинейные тормозные и растормаживающую зоны. Организация нелинейных участков рассматривается в разделе *10* этой главы.

У второго нейрона (рис. 16) получить весовую функцию не удалось, поскольку этот нейрон не отвечал ни на светлую, ни на темную полосу. Однако увеличение числа периодов в стимуле вело к увеличению ответа, пока число периодов в стимуле не достигло четырех, после чего величина ответа стабилизировалась.

Таким образом, у части нейронов весовая функция, исследованная с помощью решеток, совпадает с весовой функцией, полученной

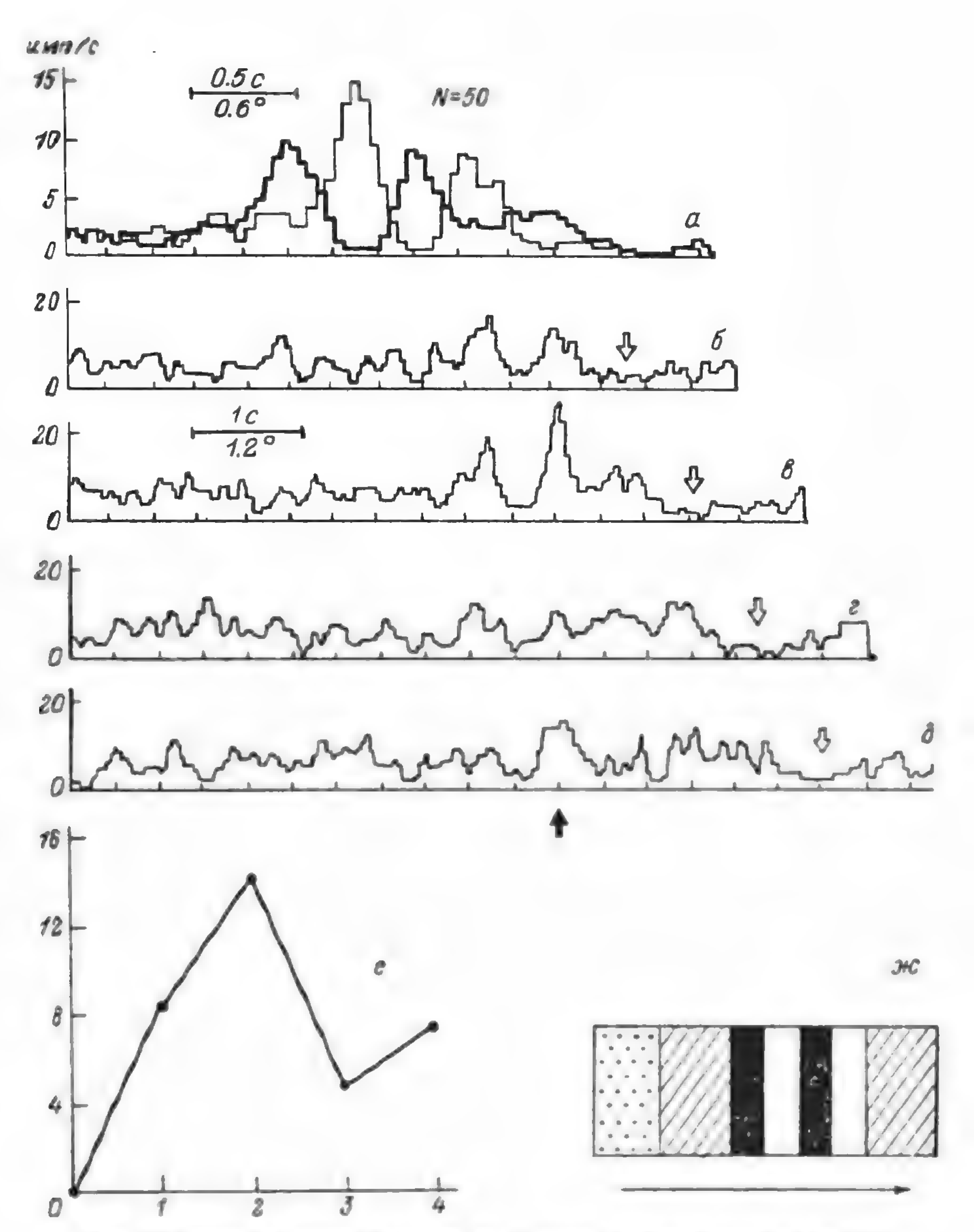
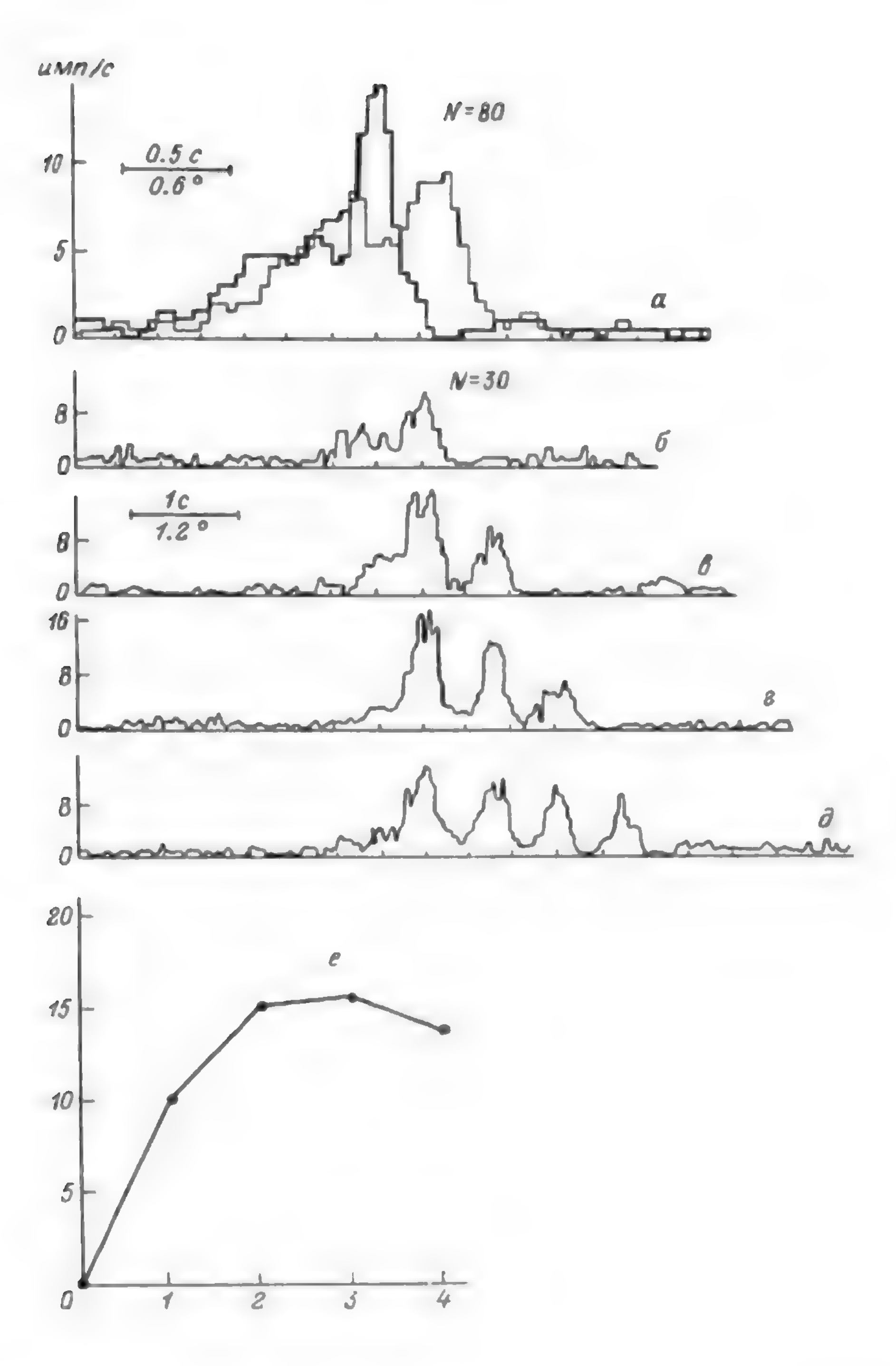


Рис. 15. Суммация ответов субполей РП в простом (*слева*) и сложном (*справа*) нейронах [по: Глезер и др., 1989].

Весовая функция первого состояла из двух периодов, индекс сложности второго равен двум. *а* — ответы на тонкие светлую и темную полосы, *б—д* — ответы на решетки из 1, 2, 3, 4 периодов оптимальной частоты, *черная стрелка* — момент совпадения стимула и весовой функции, *белые стрелки* — момент торможения импульсации в соответствии с предсказаниями на *ж*. *е* — зависимость величины ответа от числа периодов в стимуле. *ж* — схема РП в плане; *белые и черные прямоугольники* — on- и off-зоны, *со штрихами* — торможение, *с точками* — растормаживающая зона; *стрелка* — направление движения стимула.


имп/с
N=80
0.5 с
0.6°
10
5
0
а
N=30
8
0
б
1с
1.2°
8
0
в
16
8
0
г
8
0
д
20
15
10
5
0
е
1
2
3
4

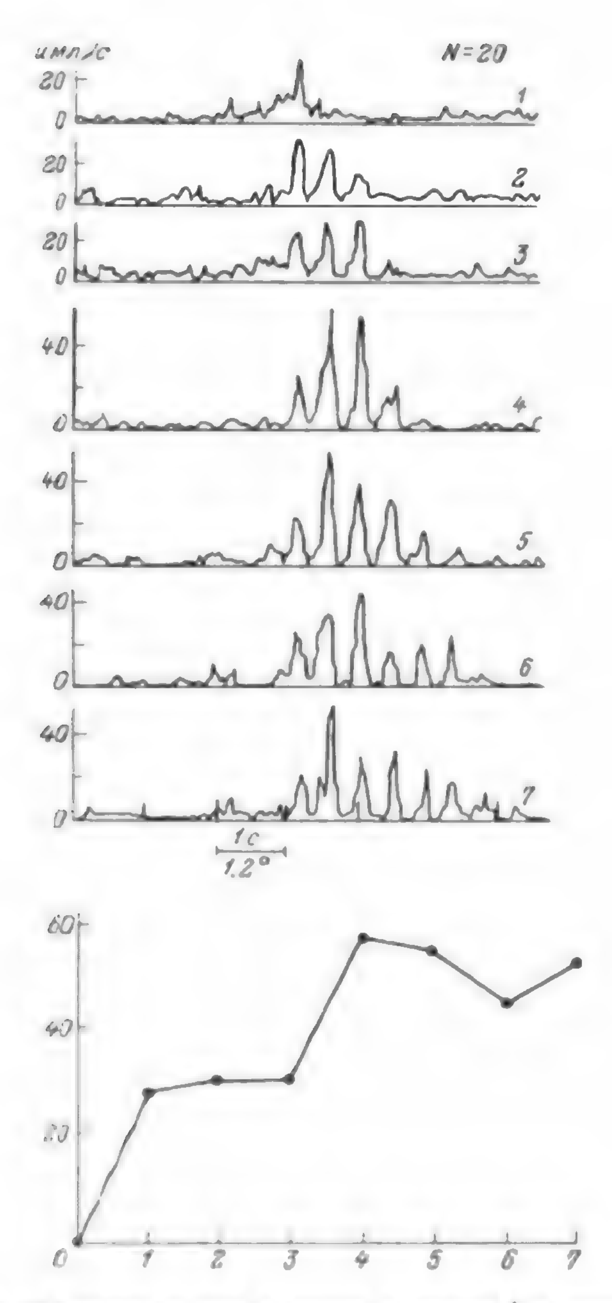


Рис. 16. ПСГ ответов нейрона на решетки из разного числа периодов (цифры у кривых) [по: Глезер и др., 1989]

Внизу — зависимость ответа от числа циклов

с помощью полос. Однако у другой части нейронов такого совпадения нет. Как можно объяснить случаи несовпадения? Де Валуа предположил, что корковые нейроны могут обладать «отрицательным фоновым разрядным уровнем». Такой гипотетический отрицательный разряд будет маскировать наличие боковых субполей при обычном картировании РП полосками, но они проявятся в эксперименте с решетками. Это объяснение в какой-то мере близко к нашему объяснению [Яковлев и др., 1987; Гаузельман и др., 1988], в соответствии с которым у части субполей пороговый уровень импульсного разряда велик. Когда такое поле стимулируется полосой, импульсного ответа не возникает, поскольку мембранный потенциал не достигает импульсного порога. Однако суммация нескольких подпороговых потенциалов ведет к возникновению импульсации. Это предположение было верифицировано в модельных экспериментах. Оно имеет экспериментальное обоснование в опытах Толхерста и Дина [Tolhurst, Dean, 1987], которые показали, что регистрируемый ответ простого нейрона на сложный стимул (например, из двух полос) может быть больше, чем сумма ответов на каждую из двух полос. Результат можно объяснить тем, что действительный ответ является линейной суммой возбудительных сигналов, но регистрируемый импульсный ответ возникает только тогда, когда действительный ответ превысит фиксированный порог.

Следует подчеркнуть, что во всех приведенных выше моделях используется линейная суммация для объяснения ответа, который можно трактовать как нелинейную фасилитацию, поскольку несколько стимулов, примененных вместе, дают больший ответ, чем сумма индивидуальных ответов на стимулы.

Однако можно предположить, что подпороговые субполя нелинейны и не входят в истинную весовую функцию, хотя бы часть ее или даже вся она были под порогом импульсного ответа. Следующие эксперименты утверждают, что это не так. В них мы воспользовались методом кондиционирования, предложенным в работе Мовшона с соавторами [Movshon et al., 1978].

На рис. 17, *а*, *б* приведены результаты картирования РП нейрона с помощью движущихся и мелькающих полос. Ответы были зарегистрированы от одного on- и одного off-субполя. Ответы от второго off-субполя на движущуюся полосу были очень малы, а на вспыхивающую — вообще отсутствовали. Можно сказать, что этот нейрон — детектор края с однопериодной весовой функцией.

Однако метод кондиционирования дал другой результат. Две светлые или две темные полосы вспыхивали одновременно. Кондиционирующая полоса всегда располагалась в доминирующей on- или off-зоне, тестовая полоса перемещалась по РП с каждой пробой (рис. 17, *в*).

Весовая функция нейрона, полученная в этой форме эксперимента, многопериодна. Этот же результат обнаружен путем обратного преобразования ПЧХ. Отметим, что выявление большего числа периодов в ВФ, полученной из ПЧХ по сравнению с ВФ на полосы у некоторых нейронов, было показано ранее [Глезер и др., 1982б].

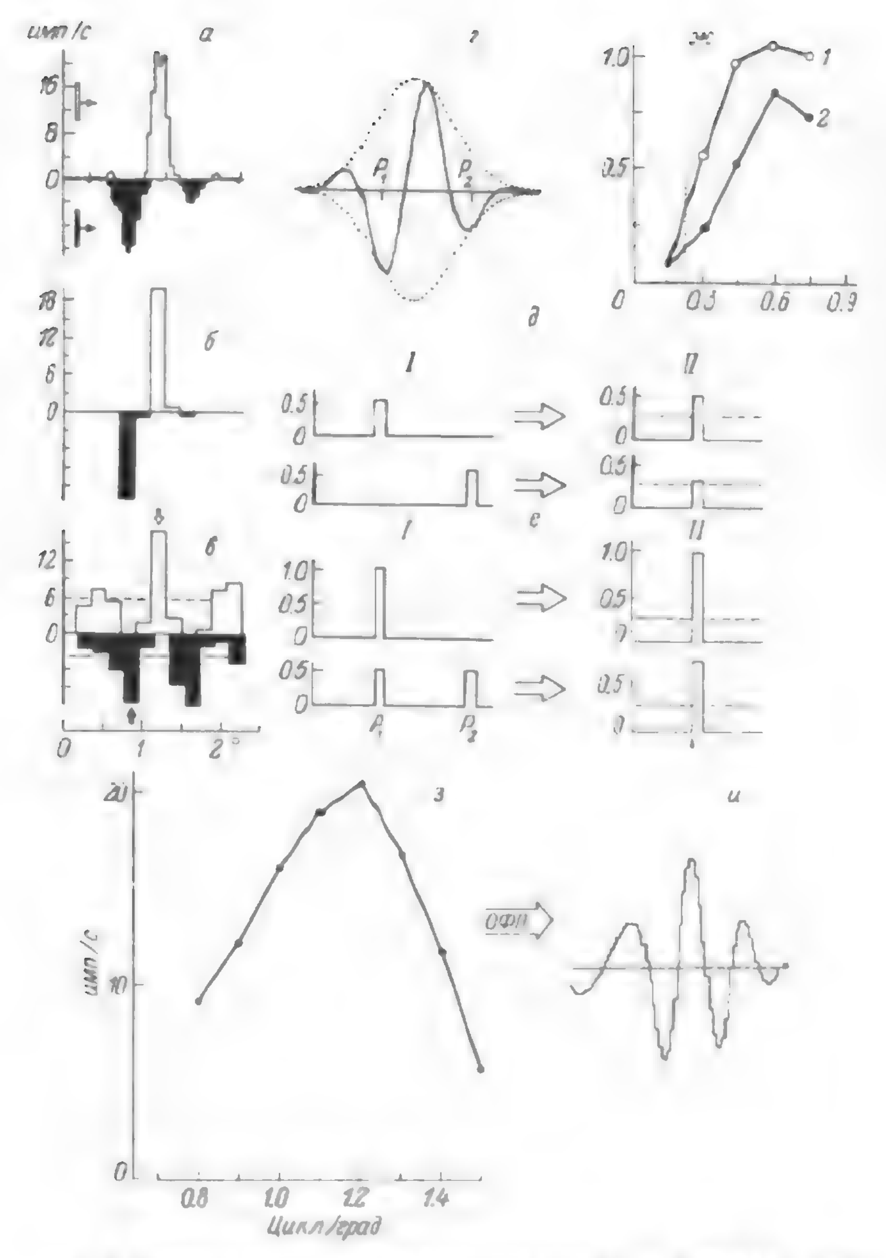
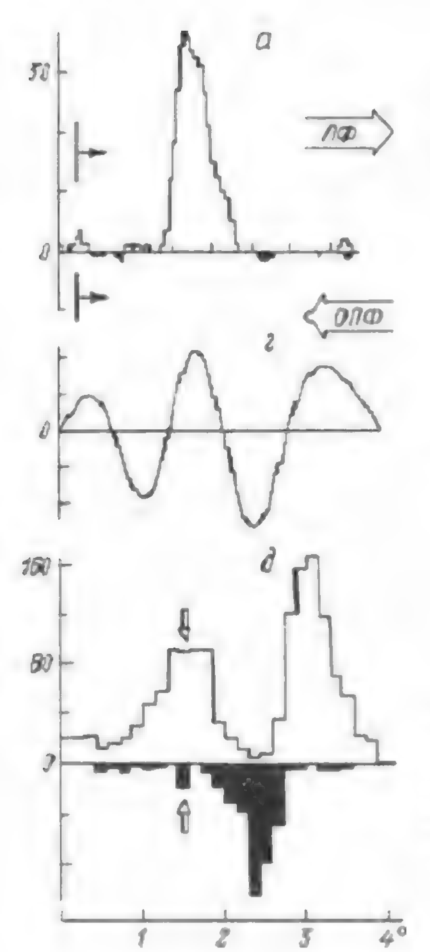


Рис. 17. Вычисление подпороговых зон в линейном нейроне [по: Яковлев и др., 1990]

а, б — ПСГ на движущиеся и мелькающие полосы; *в* — на одновременное применение тестовой (в разных местах РП) и кондиционирующей. Положение показано *стрелкой* светлых (*вверху*) и темных (*вниз*) полос; *г* — весовая функция; *д, е* — схема возникновения ответа (*справа*) при применении одной (*д*) и двух (*е*) полос, *P* — положение полос в РП, *по оси ординат* — контраст стимула (*I*) и нормированная амплитуда ответа (*II*); *штриховая линия* — порог вызова импульсного ответа; *ж* — зависимость ответа от контраста светлой (*1*) и темной (*2*) полос, *пунктирная линия* — контраст, использованный в опыте с кондиционированием; *з* — ЧПХ нейрона; *и* — весовая функция, полученная обратным Фурье-преобразованием (*ОФП*) ЧПХ



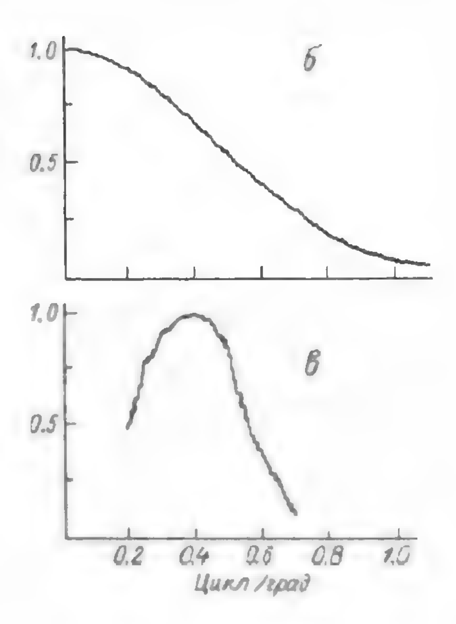


Рис. 18. Истинная весовая функция е-нейрона [по: Гаузельман и др., 1990]

а — ответ е-нейрона на движущиеся полосы, *б* — ПЧХ, полученная из *г*, *в* — ПЧХ нейрона, *г* — весовая функция, полученная из *в*, *д* — ПСТ, полученные методом кондиционирования (см. рис. 17). *ПФ* — преобразование Фурье, *ОПФ* — обратное преобразование Фурье.

Следует подчеркнуть, что у нейрона на рис. 17 каждое подпороговое субполе отвечает на стимул своей полярности и тормозится на стимул другой полярности в соответствии с требованиями к линейной организации поля.

Полученный результат может быть объяснен схемой на рис. 17, *г*. Ответ на одиночную полосу возникает только тогда, когда она находится в доминирующей субзоне (положение *1*), в положении *2* ответа не возникает, поскольку мембранный потенциал не достигает порога вызова импульсного ответа. При совместном применении двух полос ответ в положении *1* увеличивается вследствие усиления контраста при сложении кондиционирующей и тестовой полос и появляется в положении *2*, так как мембранные потенциалы, возникающие от действия полос, складываются и результирующая превышает порог. Этот метод позволил установить, что так назы-

ваемых c-on- и c-off-нейронов [Toyama, Takeda, 1974], отвечающих только в одной субзоне возбуждением на светлый или темный стимул, на самом деле не существует. Методом кондиционирования всегда удавалось выявить, что весовая функция такого нейрона состоит из одного или более периодов (рис. 18).

5. ДВУМЕРНАЯ ВЕСОВАЯ ФУНКЦИЯ ЛИНЕЙНОГО НЕЙРОНА

Выше мы исследовали весовую функцию вдоль оси поля, перпендикулярной к оптимальной ориентации. Будем называть ее осью X в отличие от оси Y, совпадающей с оптимальной ориентацией. Вдоль оси Y весовая функция, согласно схемам рис. 11, должна иметь форму весовой функции поля НКТ. Эту форму можно представить в виде разности двух гауссианов, что подтверждают многочисленные экспериментальные данные, в которых регистрировали зависимость ответа коркового поля от длины оптимально ориентированной полосы. Одни авторы [Kato et al., 1978] отмечают возрастание ответа с увеличением длины полосы до какой-то ее предельной величины, после чего ответ не меняется; другие [Gilbert, 1977] описывают некоторое уменьшение ответа после достижения максимума. По-видимому, эти различия обусловлены разной степенью выраженности периферического тормозного кольца субполя НКТ, т. е. его отрицательных боковых зон. На рис. 19, *а*, *II* показана типичная зависимость ответа простого поля от длины оптимально ориентированной полосы. В упомянутой работе Пальмера и Дэвиса [Palmer, Davis, 1981] убедительно подтверждено, что вдоль оси Y знак весовой функции не меняется (если не принимать во внимание небольшое торможение на флангах). В ответ на короткую полосу, которую они помещали в различных местах поля вдоль оси Y, авторы получили одинаковую ПСГ.

Эти данные позволяют построить двумерную весовую функцию линейного коркового РП. На рис. 19, *б* показана весовая функция модели наиболее просто организованного РП, составленного двумя парами субполей НКТ. Ответ модели на любой стимул определяется интегралом от произведения весовой функции на функцию, задающую освещенность стимула. Для движущихся стимулов это равносильно свертке весовой функции со стимулом. В модели произвели свертку весовых функций с синусоидальными решетками различной частоты ω, повернутыми на разные углы α к оптимальной ориентации (рис. 19, *в*). Брали максимум этой свертки при фиксированных частоте и угле. Такая процедура эквивалентна вычислению модуля двумерного Фурье-преобразования данной функции в точке $\omega \cos \alpha$, $\omega \sin \alpha$ двумерной частотной плоскости.

Полученная ориентационная характеристика слишком широка. Суммируя весовые функции, расположенные в линейку вдоль оси Y, что соответствует растягиванию весовой функции (в данном случае почти в 2 раза), мы улучшили ориентационную избиратель-

ность (рис. 19, *г*). Имея в виду этот результат, можем рассчитать двумерную весовую функцию реального коркового поля. На рис. 19, *а*, *1* показана весовая функция простого поля; из нее следует, что ширина субполя равна примерно 0.6°, а зависимость ответа от длины полосы имеет максимум при 2°. Это свидетельствует о том, что весовая функция вдоль оси Y у этого поля составлена более чем одной парой круглых субполей. Подбирая в модели двумерной весовой функции число субполей вдоль оси Y, можно привести в соответствие ориентационные характеристики, полученные на модели и в эксперименте. Сравнивали и значения ответов модели на решетки разной частоты, ориентации и длины с аналогичными экспериментальными результатами (рис. 19, *д*, *е*). Наилучшее совпадение получено при длине поля вдоль оси Y 3°, что позволило построить двумерную весовую функцию этого поля (рис. 19, *ж*).

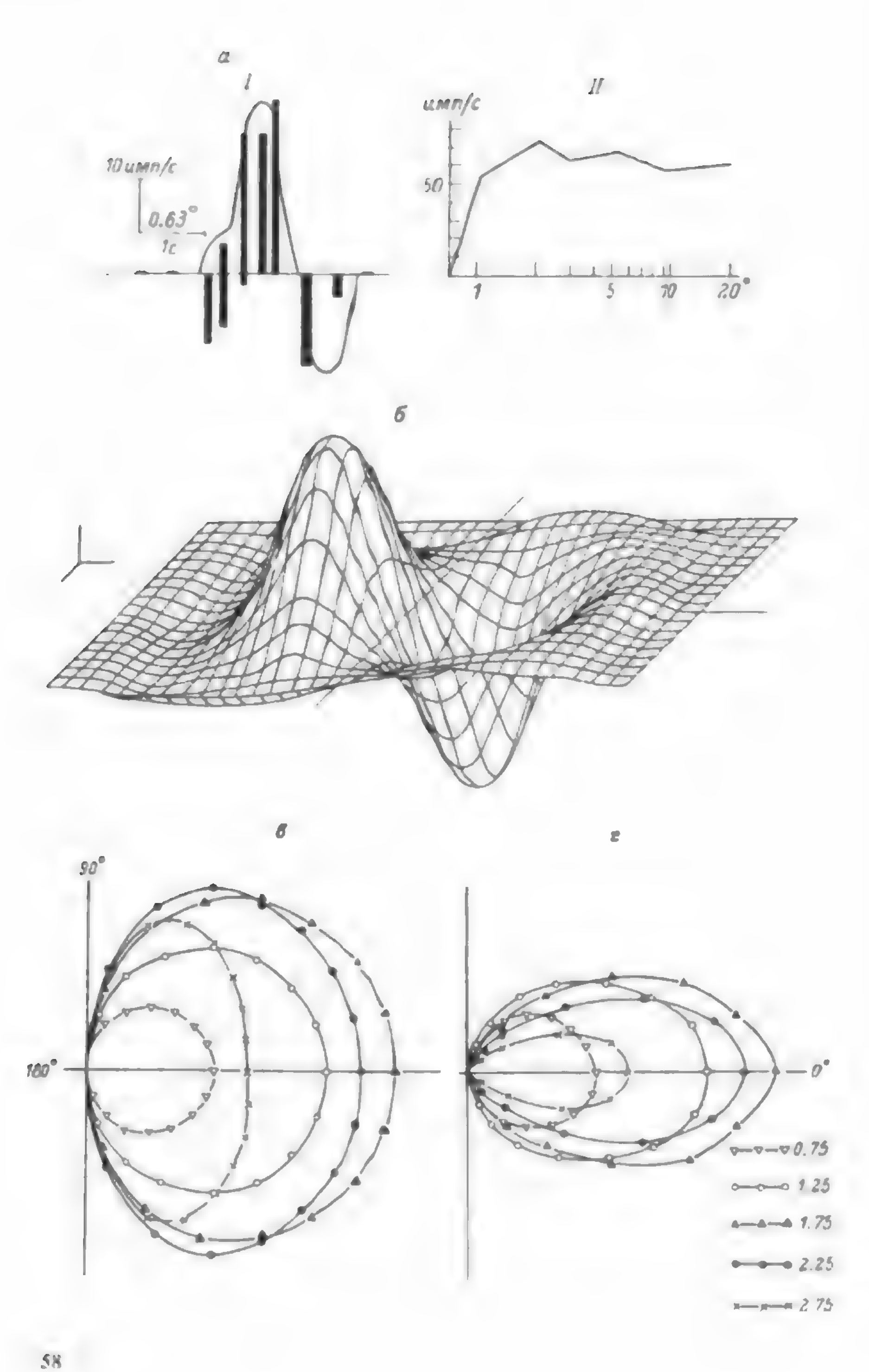
В предложенной модели [Глезер и др., 1982б] оптимальная частота несколько меняется с ориентацией. Это было принято за недостаток модели [Глезер, 1985а, 1985б], поскольку в исследованных нами нейронах частота не менялась (рис. 20). Однако Вебстер и Де Валуа [Webster, De Valois, 1985] на достаточно большой выборке клеток показали, что помимо таких нейронов существуют нейроны, у которых частота меняется с ориентацией. У большинства нейронов эти изменения невелики, но в соответствии с нашей моделью и с моделью авторов, которая близка к нашей, сдвиг частоты с отклонением от оптимальной ориентации происходит в сторону низких частот монотонно и симметрично.

Отметим, что изменения оптимальной частоты не являются, как иногда думают, доводом против двумерного Фурье-анализа. Они обозначают лишь свойства двумерного ПЧФ.

Таким образом, ориентация не есть какое-либо отдельное свойство поля, она не выражает его детекторной функции. *В двумерной весовой функции нейрона как решетчатого фильтра пространственно-частотная и ориентационная характеристики являются ее следствием и выражают две равноправные ипостаси двумерного ПЧФ.* Многое из дальнейшего обсуждения роли РП как ПЧФ будет основываться на этом выводе.

Рассмотрим описание РП как двумерного ПЧФ более подробно. Двумерную ПЧХ можно представить как рельеф на двумерной частотной плоскости, образованной осями f_x и f_y. Расстояние от начала координат до точки i характеризует ПЧ $f_i = \sqrt{f_x^2 + f_y^2}$. Ориентирована решетка с частотой f_i ортогонально направлению от начала координат до точки i. Высота рельефа в точке i соответствует амплитуде частоты f_i.

Обсудим сначала одномерный случай. Если показанное выше (см. рис. 7, *а*) разложение отрезка функции $f(x)$ в ряд Фурье выполняется РП ограниченной величины, то ПЧХ полей должны быть достаточно широкополосными [Глезер, Куперман, 1977]. Поскольку РП ограниченно, то его ПЧХ — произведение Фурье-образа апертуры, определяемой границами поля, с центральной частотой



а
I
II
10 имп/с
0.63°
1с
имп/с
50
1
5
10
20°
б
в
г
90°
180°
0°
0.75
1.25
1.75
2.25
2.75

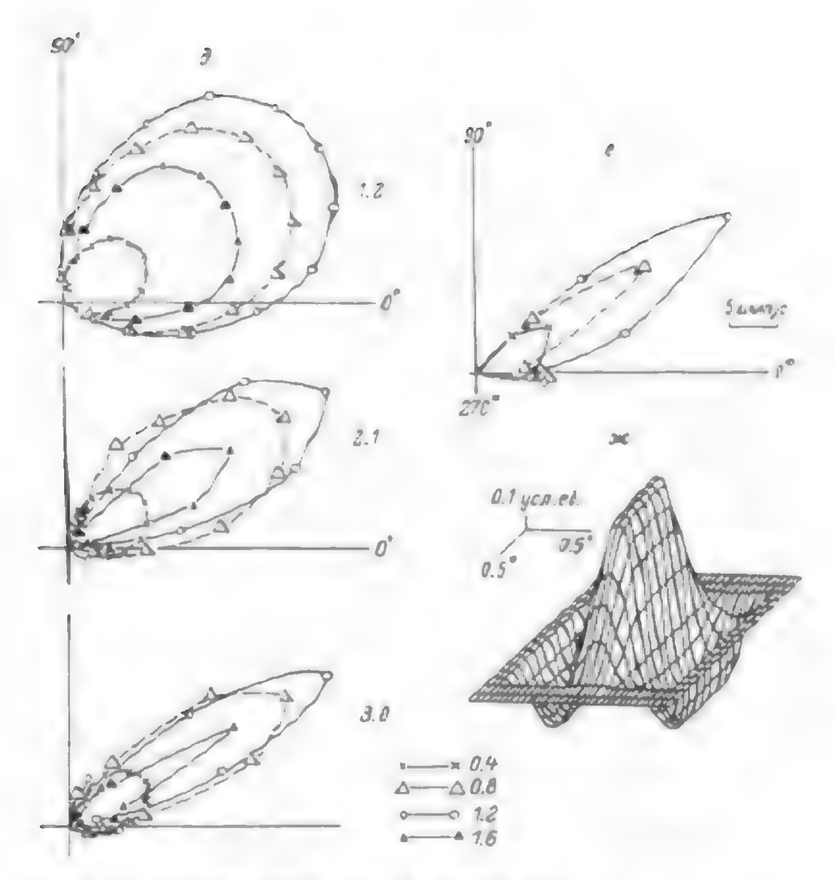
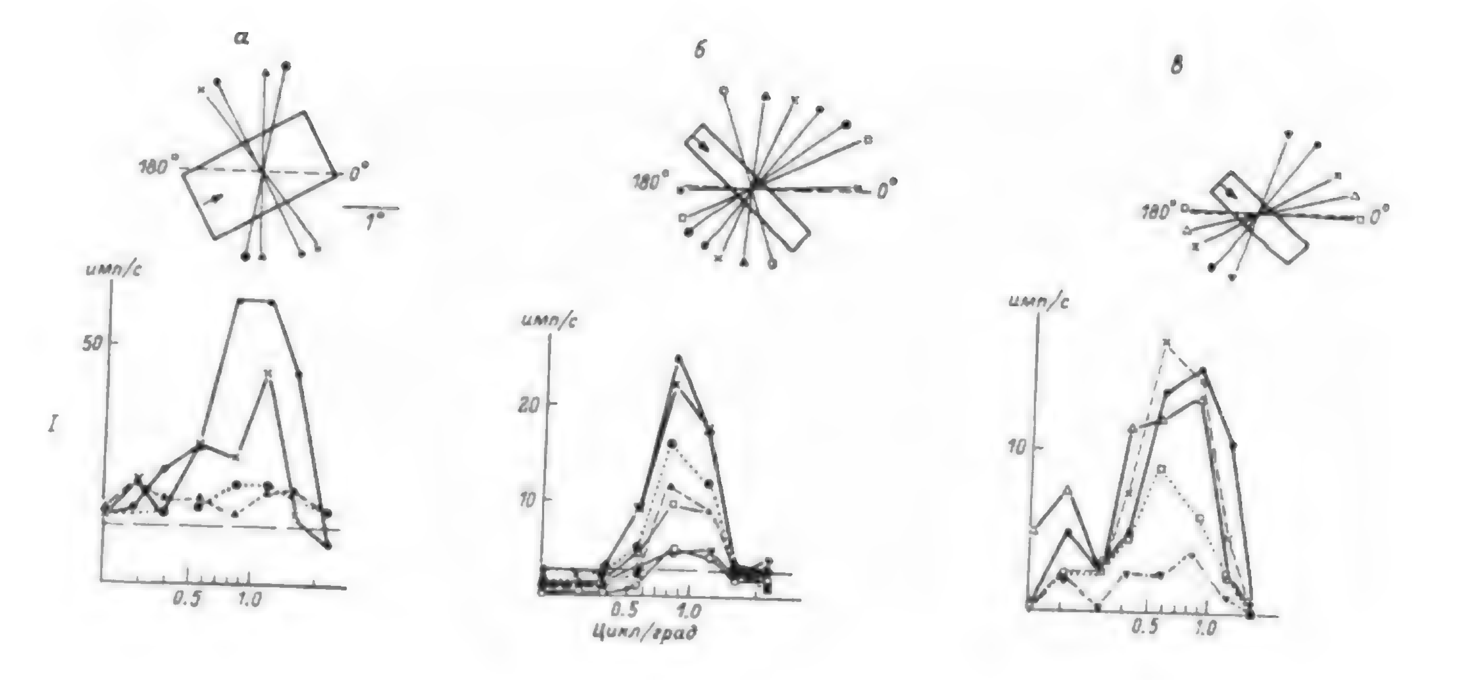


Рис. 19. Двумерная весовая функция простого поля

а — весовая функция простого поля вдоль оси X (*I*), полученная на движение (*кривая*) и мелькание полос (*столбики*), и зависимость ответа того же поля от длины полосы (*II*). *б* — двумерная весовая функция модели простого поля, построенной по схеме рис. 11, *а*. *в* — ответ модели поля на *б* на синусоидальные решетки разной частоты (*цифры у кривых*, цикл/град) и ориентации; величина ответа равна расстоянию от центра координат. *г* — то же, что на *в*, но модель поля составлена из четырех перекрытых весовых функций, расположенных вдоль оси Y. *д* — ответы модели поля, весовая функция которого вдоль оси X показана на *а*, при разной длине положительной части весовой функции вдоль оси Y (*цифры справа*, град). *е* — ответы того же РП, что на *а*, на решетки разной частоты (*цифры у кривых*, цикл/град) и ориентации. *ж* — двумерная весовая функция того же поля, что на *а* и *е*.

поля. Необходимость широкополосности фильтров легко понять, если учесть, что фильтры, служащие для разложения в ряд Фурье, настроены на кратные частоты. Промежуточные к этим кратным частоты описываются возбуждением нескольких фильтров. Для этого каждый фильтр должен отвечать не только на свою центральную частоту, но и в достаточно широкой полосе вокруг нее.

На двумерной частотной плоскости одномерная ПЧХ лежит на радиусе, выходящем из нуля координат, занимая определенный его отрезок. Ограниченный размер поля приводит к расширению не



а
б
в
180°
0°
1°
I
имп/с
50
20
10
0.5
1.0
Цикл/град

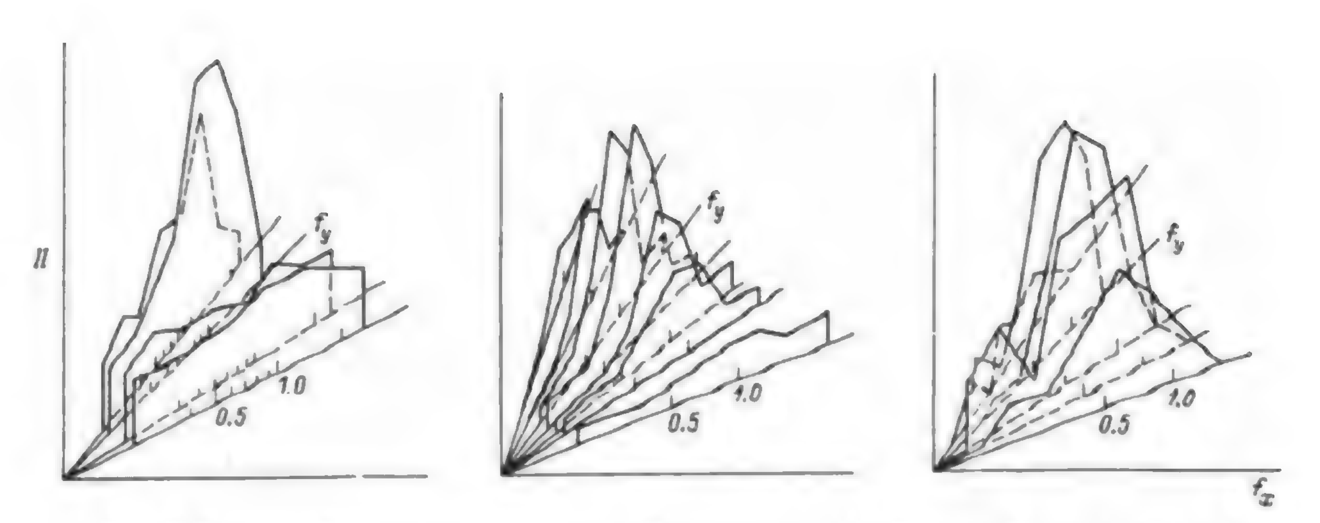


Рис. 20. Двумерные ПЧХ простого (*а*), сложного (*б*) и сверхсложного (*в*) РП стриарной коры [по Глезер и др., 1982в, 1982г]

I — ПЧХ, полученные при разных ориентациях решеток, штриховой линией показан уровень спонтанной импульсации. *II* — ПЧХ на двумерной плоскости f_x, f_y.

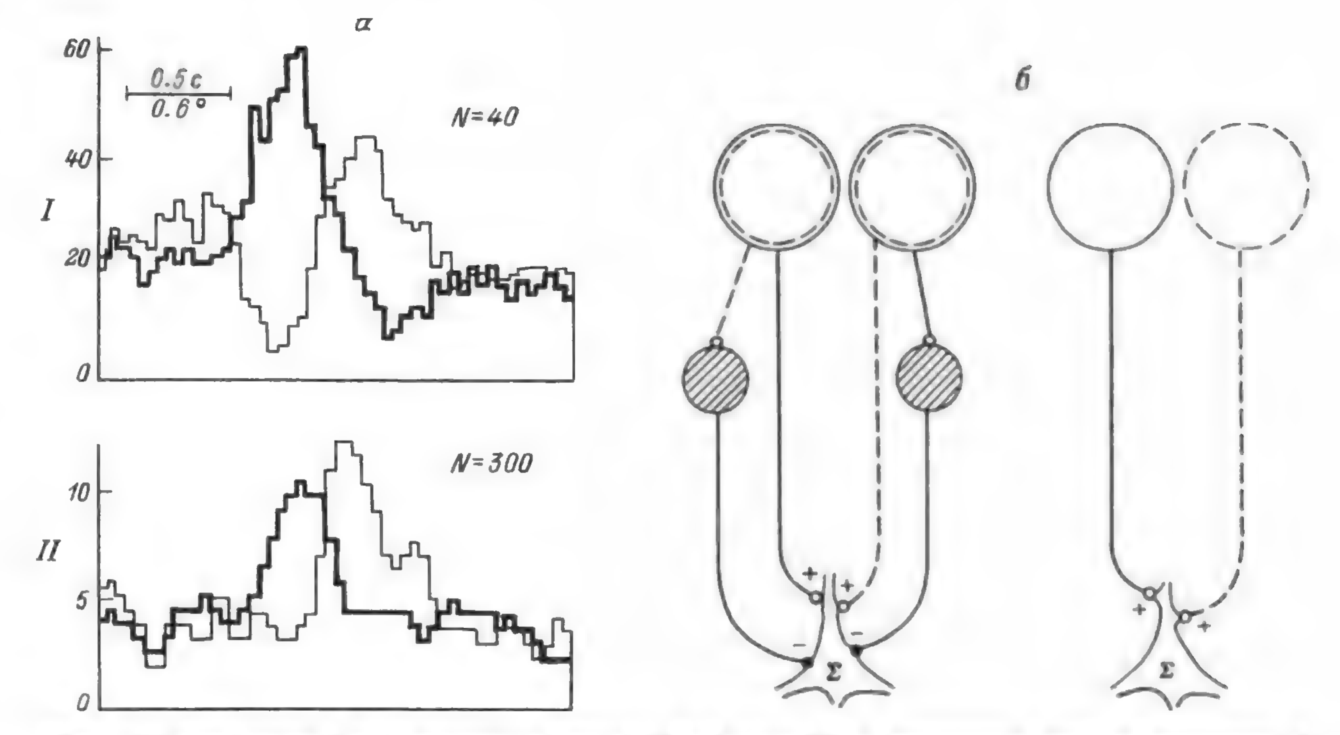


Рис. 21. Ответы нейрона (*а*) с оппонентными зонами (*I*) и без них (*II*) и соответственно схема их организации (*б*, объяснение см. в подписи к рис. 11) [по: Глезер и др., 1989]

В *а* сняты ответы на светлую и темную полосы на фоне импульсации, вызванной одномерным шумом

только полосы пропускания вдоль радиуса, но и ориентационной настройки. Это означает, что центральная точка на двумерной частотной плоскости окружена областью, т. е. двумерный фильтр отображается не точкой, а некоторой областью. Следовательно, двумерную ПЧХ можно получить не только Фурье-преобразованием весовой функции поля, но и непосредственно, снимая ПЧХ при разных ориентациях решеток и откладывая значения по оси z на двумерной плоскости. Полученные таким образом двумерные ПЧХ для простого, сложного и сверхсложного полей приведены на рис. 20.

Перейдем теперь к рассмотрению *сложных нейронов*. На неоднородность популяции сложных нейронов неоднократно указывали многие авторы [Henry, 1977; Алексеенко и др., 1979].

6. НАИБОЛЕЕ ПРОСТО ОРГАНИЗОВАННОЕ СЛОЖНОЕ ПОЛЕ

При исследовании ответов нейронов на полосы на фоне вызванной одномерным шумом импульсации выявился следующий тип нейронов. По формальным признакам он не отличался от простого, поскольку на полосы выявлялись on- и off-зоны, однако оппонентные тормозные зоны отсутствовали (рис. 21, *а*). Наша модель такого нейрона (рис. 21, *б*) соответствует модели, предложенной Шпитцер и Хохштейном [Spitzer, Hochstein, 1988]. На выходном нейроне суммируются нелинейно (после полуволнового детектирования) два линейных on- и off-субполя НКТ.

Исследования модели показали, что на движущуюся решетку оптимальной частоты, период которой равен расстоянию между субполями, возникает такой же ответ, как в простом нейроне. Но уменьшение частоты ведет к возникновению ответа на светлую и темную полосы решетки. Аналогичный результат мы наблюдали у многих нейронов, которые в ответ на полосы вели себя как простые.

7. СЛОЖНЫЕ НЕЙРОНЫ С НЕПОЛНЫМ ПЕРЕКРЫТИЕМ ON- И OFF-ЗОН (КВАЗИЛИНЕЙНЫЕ НЕЙРОНЫ)

Пространственное перекрытие on- и off-зон является одним из критериев отнесения нейрона к классу простых [Hubel, Wiesel, 1962]. Камарда с соавторами [Camarda et al., 1985a] считают, что для отнесения нейрона к простым допустимо перекрытие z (*OL* на рис. 22) до 50% и что ошибочно в этом случае будет классифицировано не более 10% нейронов.

Основанием для зачисления таких нейронов в простые может служить тот факт, что в ответах на движущиеся решетки часть периода ответа нейрон молчит (см. рис. 8, *I*). Однако в линейных нейронах перекрытие должно быть равно нулю. Каждая зона в весовой функции может иметь по определению только положительный или отрицательный знак. Существование on—off-зоны предполагает, что нейрон имеет нелинейные свойства.

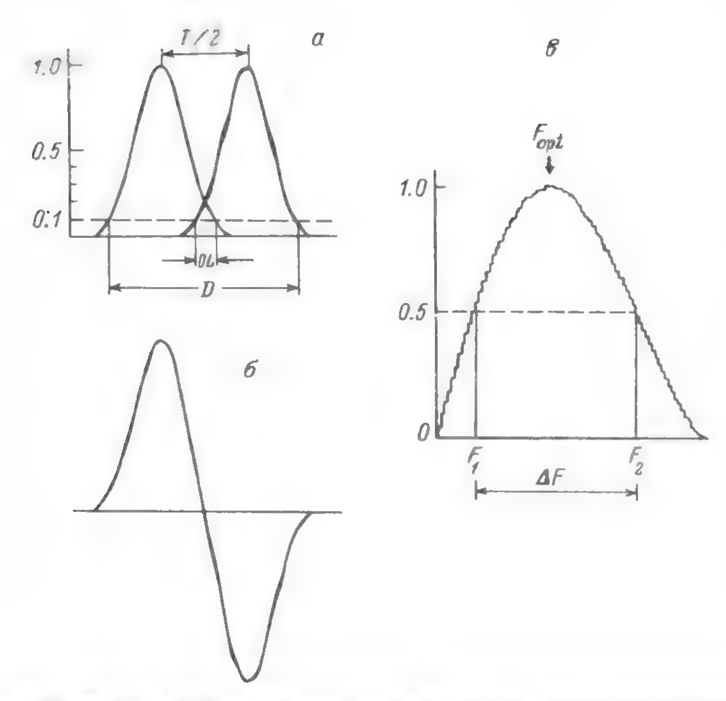


Рис. 22. Схема измерения пространственных и пространственно-частотных характеристик нейрона.

а — профиль активности, полученный на светлую и темную тонкие полосы; D — величина РП, T — период, OL — перекрытие on- и off-зон. б — весовая функция, полученная алгебраической суммацией ответов в а. в — ПЧХ, F_{opt} — оптимальная частота, ΔF — абсолютная ширина полосы пропускания.

Нейроны с перекрытием характеризуются еще и тем, что у них индекс сложности (IC), т. е. число периодов оптимальной частоты, вмещающихся в размер РП [Глезер и др., 1979], превышает то число, которое должно быть в линейном нейроне. Например, в линейном нейроне, весовая функция которого образована одним периодом, индекс сложности должен быть равен единице.

Рассмотрим модель, которая может увязать перечисленные выше свойства нейронов с перекрытием. В модели заложены два предположения. Одно из них уже обсуждалось выше: модель построена из нескольких субъединиц — простых нейронов, каждый из которых выполняет линейную суммацию, в то время как ответы субъединиц подвергаются полупериодному выпрямлению перед суммацией на конечном нейроне. Второе предположение (вернее, не предположение, а доказанный факт) состоит в том, что у субъединиц сложного нейрона одинаковый период [Movshon et al., 1978; Baker, Cynader, 1986]; оно основано на том факте, что весовые функции соседних нейронов имеют сдвиг по фазе на 90°. Это было описано Полленом и Роннером [Pollen, Ronner, 1981] и подтверждено Глезером с соавторами [1988]. На рис. 23, А показаны два нейрона, каждый

из которых образован двумя идентичными простыми нейронами, служащими субполями, а также профили активности модельных клеток, их индексы сложности и перекрытия. Если модель верна, то линейному нейрону с IC = 1 должен соответствовать нелинейный с IC = 1.25 и $z = 25\%$, а линейному с IC = 1.41 — нелинейный с IC = = 1.6 и $z = 30\%$ (почему в последнем случае взят IC = 1.41, а не 1.5, будет обосновано ниже).

Эти предсказания подтверждаются результатами, приведенными на рис. 23, *Б*. Были отобраны две популяции одноприодных нейронов с $z = (0 \pm 10)\%$ и нейронов с $z = (20 \pm 10)\%$ и для каждой построено распределение индексов сложности. В соответствии с предсказаниями пик первого распределения приходится на 1.0, а второго — на 1.2. В случае полутораприодных нейронов с $z = (0 \pm 15)\%$ и $z = (30 \pm 15)\%$ пики имеют величины 1.4 и 1.6 также в соответствии с предсказаниями.

Что измеряют такие нейроны? Для ответа на этот вопрос проанализируем ответ модели нейрона на движущуюся синусоидальную решетку $A \sin(\omega(x + vt))$. Ответ нейрона

$$R = \left[\int_{-\pi/\omega}^{\pi/\omega} \Omega_1(x) A \sin(\omega(x + vt))\, dx\right]_+ +$$

$$+ \left[\int_{-\pi/\omega}^{\pi/\omega} \Omega_2(x) A \sin(\omega(x + vt))\, dx\right]_+ =$$

$$= \left[A \int_{-\pi/\omega}^{\pi/\omega} \Omega_1(x) \sin(\omega x) \cos(\omega vt)\, dx\right]_+ +$$

$$+ \left[A \int_{-\pi/\omega}^{\pi/\omega} \Omega_1(x) \cos(\omega x) \sin(\omega vt)\, dx\right]_+ +$$

$$+ \left[A \int_{-\pi/\omega}^{\pi/\omega} \Omega_2(x) \sin(\omega x) \cos(\omega vt)\, dx\right]_+ +$$

$$+ \left[A \int_{-\pi/\omega}^{\pi/\omega} \Omega_2(x) \cos(\omega x) \sin(\omega vt)\, dx\right]_+ .$$

Если $\Omega_1(x) = \sin(\omega x)$ и $\Omega_2(x) = \cos(\omega x)$ — весовые функции субполей, то

$$\int_{-\pi/\omega}^{\pi/\omega} \Omega_1(x) \sin(\omega x)\, dx = \pi/\omega,$$

$$\int_{-\pi/\omega}^{\pi/\omega} \Omega_1(x) \cos(\omega x)\, dx = 0,$$

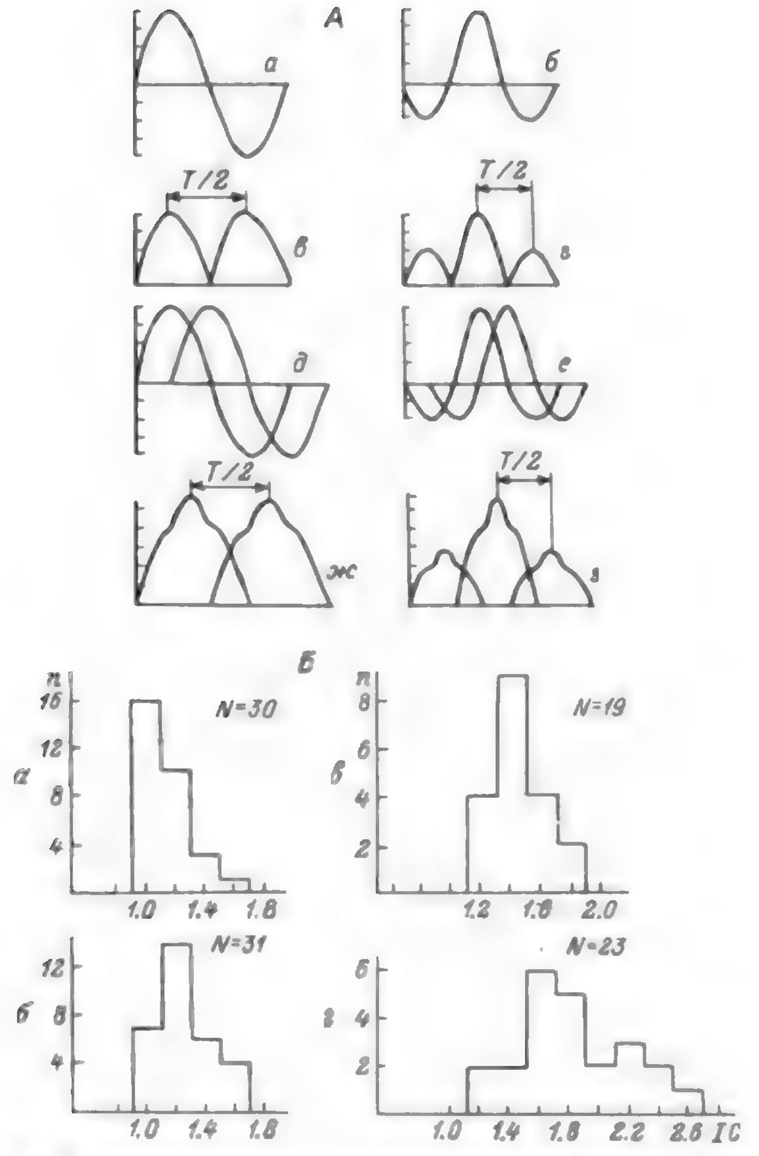


Рис. 23. Сложные нейроны с перекрытием on- и off-зон [по Глезер и др., 1989].

А — схемы: *а*, *б* — весовые функции субъединиц; *в*, *г* — их профили активности, *д*, *е* — линейные субъединицы, составляющие сложный нейрон, *ж*, *з* — их профили активности. *Б* — распределение индексов сложности (*IC*) у нейронов с 1 (*а*, *б*) и 1.5 (*в*, *г*) периодами в весовой функции и различными величинами перекрытия: в *а* и *в* оно равно (0 ± 10) %, в *б* — (20 ± 15), в *г* — (30 ± 15) %.

$$\int_{-\pi/\omega}^{\pi/\omega} \Omega_2(x)\sin(\omega x)\,dx = 0,$$

$$\int_{-\pi/\omega}^{\pi/\omega} \Omega_2(x)\cos(\omega x)\,dx = \pi/\omega.$$

Следовательно,

$$R = A\,[\pi/\cos(\omega vt)] + A\,[\pi/\omega\sin(\omega vt)] = A\pi\omega\Phi(\omega vt).$$

Это означает, что при определенной центровке стимула относительно РП ответ нейрона пропорционален амплитуде (контрасту) сигнала

$$R = \frac{2\pi}{\omega}A.$$

Отметим еще одно важное свойство такого нейрона. Как показали модельные эксперименты, на движущуюся решетку возникает модулированный ответ, хотя отношение отвечающей части периода к молчащей здесь больше, чем в простых нейронах. Все эти данные важны для последующего обсуждения. Такие нейроны мы будем называть квазилинейными. Как будет показано далее, они участвуют в Фурье-анализе изображения.

8. СЛОЖНЫЕ НЕЙРОНЫ С МОДУЛИРОВАННОЙ И НЕМОДУЛИРОВАННОЙ СОСТАВЛЯЮЩИМИ ОТВЕТА

Ответы двух таких нейронов приведены на рис. 24. У обоих нейронов ответы на светлую и темную движущиеся полосы были перекрыты, но все же в них просматривались отдельные пики. Нейрон на рис. 24 исследовали описанным выше методом тестирования РП с помощью синусоидальной решетки оптимальной частоты, состоявшей из разного числа периодов. Амплитуда ответа увеличивалась с числом периодов в решетке и достигла максимума при двух периодах, что соответствовало индексу сложности, также равному двум. Таким образом, нейрон обладает линейными свойствами, хотя он нелинеен, как свидетельствуют перекрытые ответы на полосы и ответы на решетки, где модуляции наложены на постоянную составляющую.

Сравнивали ответы на решетки, полностью перекрывавшие РП в условиях, когда поочередно передняя или задняя половина поля выключалась из стимуляции маской. По этим данным построены ПЧХ отдельно для модулированного и немодулированного компонента ответа (рис. 24, *в*).

Сравним по модулированным и немодулированным составляющим ПСГ при полностью открытом поле с ПСГ, полученными в случае, когда маска закрывала переднюю или заднюю его половину.

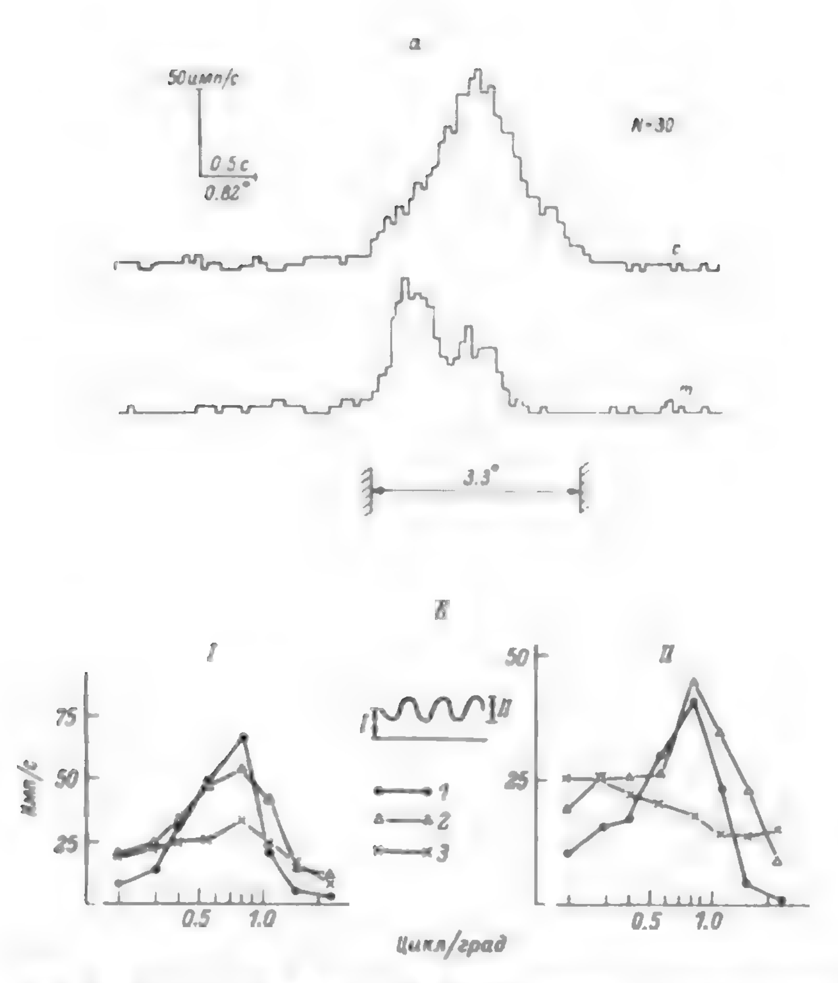
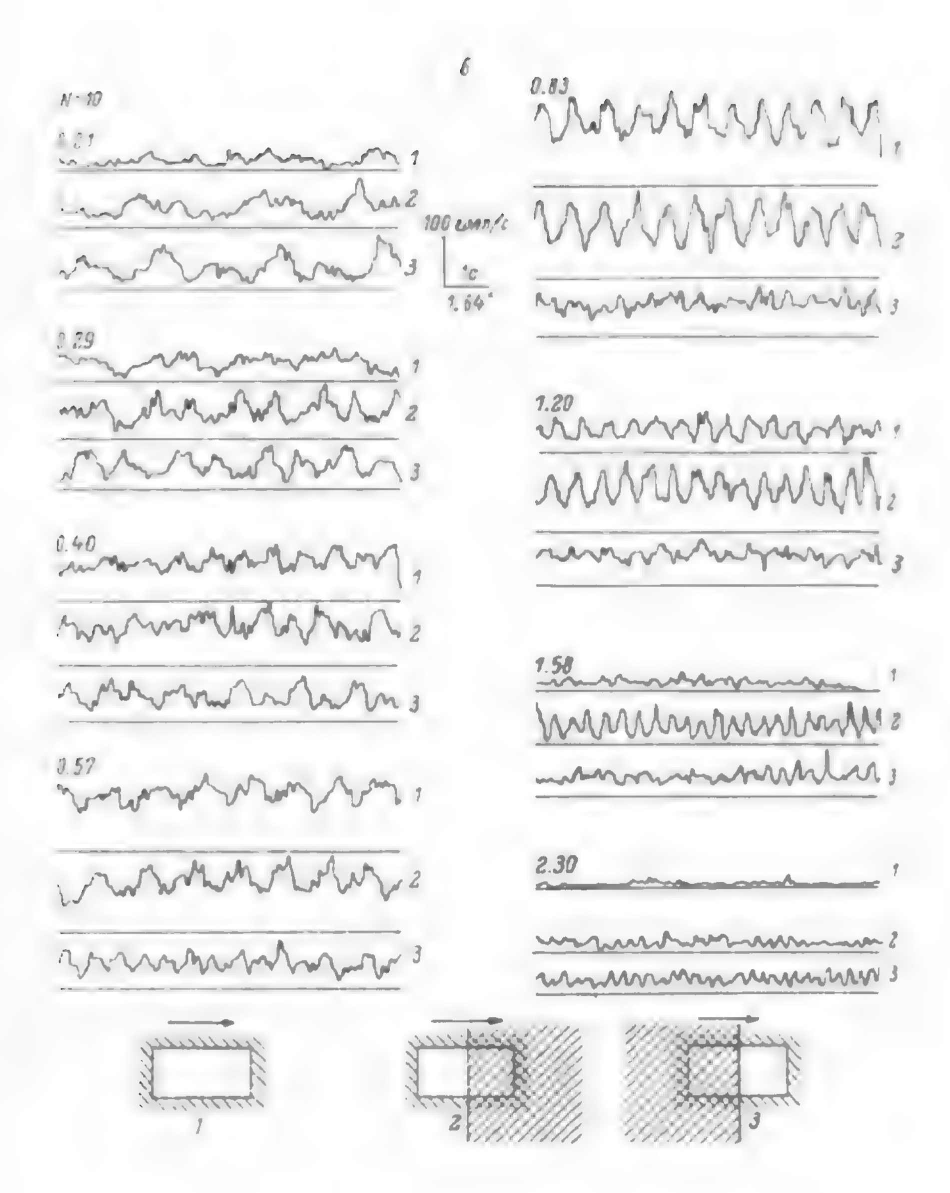


Рис. 24. Сложное поле со смешанным (модулированным и немодулированным) типом ответа [по: Глезер и др., 1982в, 1982г].

а – ПСТ ответов на светлую (*с*) и темную (*т*) полосы; *б* – ПСТ ответов на синусоидальные решетки разной ПЧ (цифры слева, цикл/град) при полностью открытом поле (*1*) и при открытых левой (*2*) и правой (*3*) половинах его; *в* – ПЧХ построены по немодулированной (*I*) и модулированной (*II*) составляющим ответа при полностью открытом поле (*1*) и при открытых левой (*2*) и правой (*3*) половинах его.


б
N=10
0.01
0.29
0.40
0.57
0.83
1.20
1.58
2.30
1
2
3
100 имп/с
1 с
1.64°

Видно, что на оптимальную (0.53 цикл/град) и примыкающие к ней частоты ответы с половин поля были меньше или такие же, как с целого поля. При введении маски появились ответы на высокие частоты (например, на 2.3 цикл/град) и значительно увеличились реакции на низкие. Наблюдался также феномен удвоения частоты ответа. При открытом поле ответ, модулированный по частоте вдвое больше заданной, был выражен только для решетки 0.4 цикл/град. Когда открыта задняя половина поля, видно удвоение на низких частотах, которое исчезает с увеличением частоты. При открытой передней половине поля сдвоенность ответов менее выражена, но все же просматривается на низких частотах.

Из сравнения ответов, полученных на частоты 2.3 и 1.58 цикл/град, видно, что реакции с передней и задней половин поля идут в противофазе. Для низких частот такое сопоставление провести нельзя, так как там наблюдаются сдвоенные ответы. Сравнение ПЧХ при полностью открытом поле и при открытой передней его половине показывает, что при раздражении решеткой оптимальной частоты 0.83 цикл/град эти ответы наиболее близки по фазе. Чем дальше от оптимальной частоты, тем больше расхождение по фазе.

Рассмотрим модель линейного поля, весовая функция которого (рис. 25, *А*, *а*, *сплошная линия*) состоит из двух периодов. Максимальный ответ такое поле даст на решетку, период которой равен периоду весовой функции поля. Рассчитаем ответы поля на решетку с другой частотой, например вдвое выше оптимальной (распределение света в такой решетке в разные моменты ее движения показано *штриховыми линиями*). Ответ всего поля определяется формулой

$$R = \int_0^{2\pi} \Omega(x) \sin(x + t_i)\, dx,$$

где $\Omega(x)$ — весовая функция поля (для иллюстрации взята функция $\sin 2x$), $\sin(x + t_i)$ — распределение освещенности при положении решетки t_i. Разобьем поле на две половины. Если поле линейно, то ответ его равен сумме ответов в обеих половинах. Легко убедиться, что форма весовой функции на обеих половинах идентична, а распределение освещенности одинаково по абсолютному значению, но имеет противоположные знаки, т. е. ответ поля с одной половины равен ответу с противоположным знаком с другой половины:

$$\int_0^{\pi} \sin 2x \sin(x + t_i)\, dx = {}^3/_4 \sin t_i.$$

Рассчитаем ответы целого поля и его половинок в разные моменты времени t при движении решетки по полю (рис. 25, *А*, *б*). На движущуюся решетку, изображенную на схеме, идеальное линейное поле не отвечает. Если работает только половина поля, то возникает

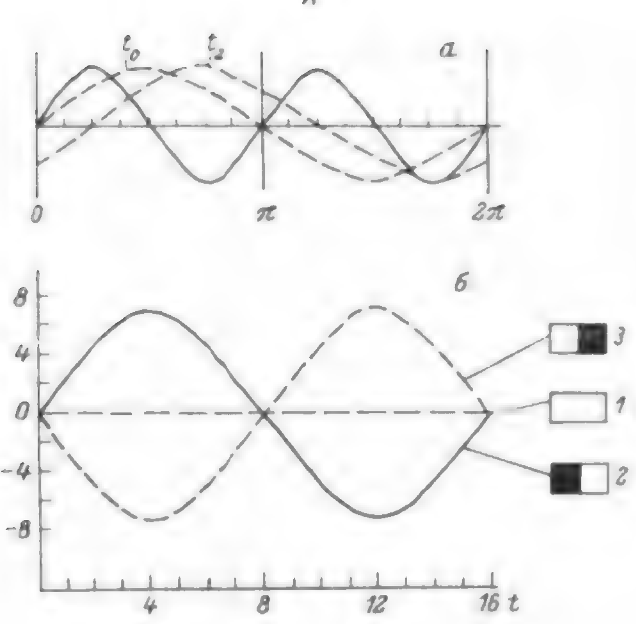
модулированный ответ. При этом с каждой половины поля ответы идут в противофазе.

Предсказания модели идеального поля соответствуют поведению модулированной компоненты ответа реального поля (см. рис. 24, *б*). При использовании масок, закрывающих переднюю или заднюю половину поля, появляются или увеличиваются ответы на решетки высоких и низких частот. В результате ширина полосы пропускания для половины поля оказывается значительно больше, чем для целого. Ответы с половин поля на высокие частоты идут в противофазе. На этом основании мы вправе предположить существование линейной подсистемы в сложном поле. Однако в целом поле нелинейно. Об этом свидетельствует наличие сдвоенных ответов и немодулированной составляющей.

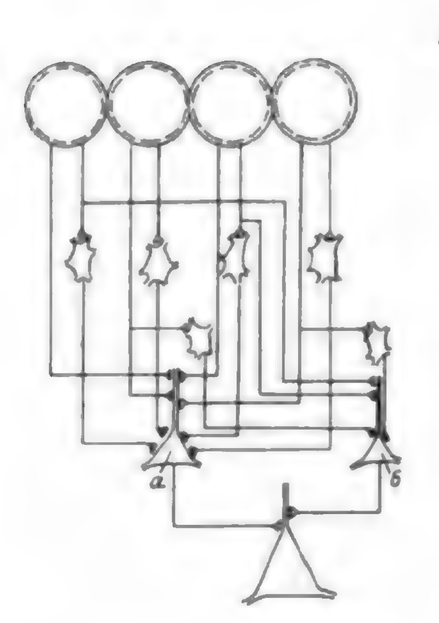
Ответ реального нейрона на тонкую темную полосу состоит из двух пиков, расставленных на ширину, соответствующую периоду оптимальной частоты, как это и должно было бы быть в случае линейной системы. Но ответ на тонкую светлую полосу состоит не из двух пиков в противофазе к пикам на темную полосу, а из одного пика, максимум которого совпадает со вторым темным пиком, выявляемым в ответе на темную полосу.

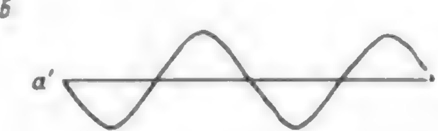
Предполагая, что реакции на тонкие полосы отражают локализацию on- и off-субполей, мы можем следующим образом качественно объяснить возникновение немодулированной компоненты и сдвоенных ответов. При прохождении решеток участок, на котором совпадают on- и off-центры, отвечает на светлую и темную полосы решетки. Это ведет к удвоению частоты ответа. При слиянии on- и off-ответов возникает постоянная составляющая. Наиболее отчетливо сдвоенный ответ выражен, когда открыта только задняя половина поля, где совпадают on- и off-пики ответов на полосы. Сдвоенность выражена хуже при открытой передней половине, где ответ на светлую полосу слабее. Все эти результаты были количественно отражены в модели, реализованной на ЭВМ. В соответствии с принятой ранее суммационной моделью простого поля сложное поле составлено четырьмя парами оппонентных on—off-субполей НКТ, конвергирующих через промежуточные нейроны на выходной нейрон (см. рис. 25, *Б*). Промежуточное поле с выходным нейроном *а* можно рассматривать как удвоенное поле типа «детектора края». Промежуточное поле с выходным нейроном *б* составлено нейронами, отвечающими только на включение света. Модель была обсчитана на ЭВМ. Результаты показывают, что модель реагирует на полосы и синусоидальные решетки аналогично реальному полю (рис. 25, *В*).

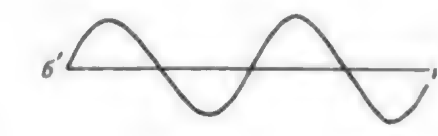
Аналогичный вывод о существовании линейной и нелинейной составляющих можно сделать из работ Шпитцер и Хохштейна [Spitzer, Hochstein, 1987]. Авторы стимулировали РП синусоидальными решетками разной ПЧ, сдвинутыми по РП на разную фазу. Контраст решетки меняли по синусоидальному закону. Соответственно у линейного нейрона ответ тоже должен меняться по линейному закону. Но поскольку в простом нейроне происходит полуволновая детекция, то ответ состоит из одного пика. У нелинейного



Б







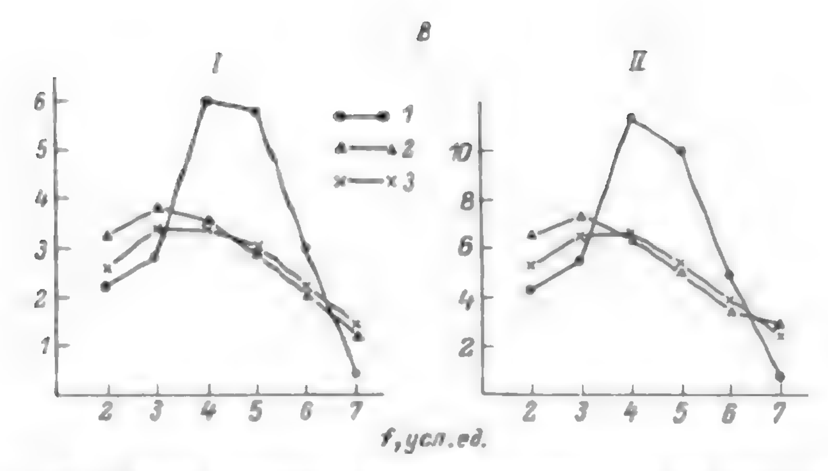


Рис. 25. Модель сложного поля со смешанным типом ответа [по: Глезер и др., 1982в, 1982г].

А — ответы модели линейного поля при прохождении через него решетки неоптимальной частоты при полностью открытом поле (*1*), при открытых правой (*2*) и левой (*3*) половинах его, остальные обозначения см. в тексте. *Б* — схема нейронных соединений сложного поля: *а* — весовая функция субполя, выходным нейроном которого является нейрон *а* (линейная подсистема), *б* — веса возбудительных и тормозных on-субполей НКТ, конвергирующих на нейрон *б* (нелинейная подсистема). *В* — ПЧХ, построенные по немодулированным (*I*) и модулированным (*II*) составляющим ответов модели при полностью открытом поле (*1*), при открытых левой (*2*) и правой (*3*) половинах его.

сложного нейрона ответ возникает как на положительный, так и на отрицательный полупериод временной синусоиды; это отражает тот факт, что в сложном нейроне вызывается on—off-ответ с одного и того же участка РП. ПСГ ответов были подвергнуты Фурье-преобразованию во времени. Ответ сложного нейрона, состоящий из двух пиков, содержит только четные Фурье-гармоники, в то время как ответ простого нейрона, состоящий из одного пика, содержит как четные, так и нечетные компоненты. Таким образом, по четным гармоникам можно судить о нелинейных характеристиках, по нечетным — о линейных. Результаты исследований показывают, что в модели сложного нейрона должны присутствовать линейные и нелинейные субъединицы.

9. СЛОЖНЫЕ ПОЛЯ С НЕМОДУЛИРОВАННЫМ ТИПОМ ОТВЕТА

При реакции такого поля на синусоидальную решетку модуляции наблюдаются лишь при низких частотах, период которых соизмерим с величиной поля. В этом случае модуляции — следствие того, что ответ возникает на вступление каждого отдельного полупериода в поле. При сравнении ПЧХ такого нейрона (рис. 26, *А*) с ПЧХ, полученными на нейроне с комбинацией модулированных и немодулированных ответов, обнаруживаются различия, которые за-

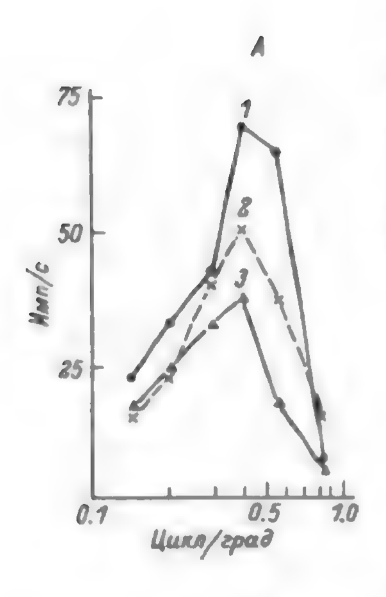
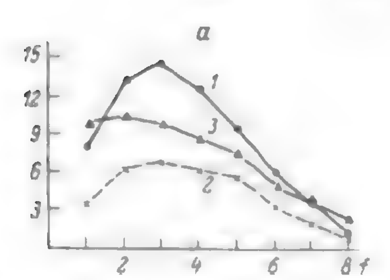
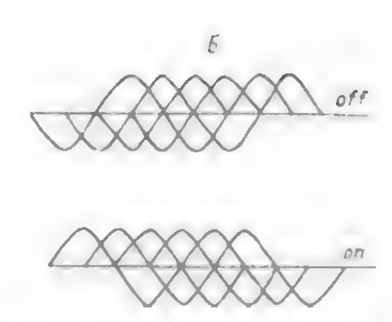


Рис. 26. Сложное поле с немодулированным типом ответа [по: Глезер и др., 1982в, 1982г].

А — ПЧХ при полностью открытом поле (*1*), при открытой правой (*2*) и левой (*3*) половинах его. *Б* — модель сложного поля с немодулированным типом ответа; *а* — ПЧХ, полученные при полностью открытом поле (*1*) и при открытых правой (*2*) и левой (*3*) половинах его; *б* — пространственное расположение двух нелинейных (on и off) подсистем, каждая из которых состоит из шести субполей.

Б





ключаются в отсутствии расширения полосы пропускания и более выраженной суммации с обеих половин поля. Модельные опыты показывают, что такой результат можно объяснить большой степенью перекрытия ряда линейных подсистем (рис. 26, *Б*), ответы которых суммируются нелинейно. В пользу такого предположения свидетельствуют результаты Шпитцер и Хохштейна [Spitzer, Hochstein, 1987], показавшие, что сложные нейроны имеют характеристики, сближающие их с X-нейронами, а не с Y.

10. НЕКЛАССИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА НЕЙРОНОВ ЗРИТЕЛЬНОЙ КОРЫ

Классической зоной РП обычно обозначают участок, с которого можно получить ответ на полосы определенной ширины и ориентации. В последнее время широкое распространение получил термин «вне классической зоны РП» (beyond classical zone of RF).

Стимуляция этой зоны ответа не вызывает, но влияет на ответ с классической зоны. Терминология здесь окончательно не устоялась; представляется разумным отождествить классическую зону с весовой функцией. Соответственно в этом разделе будут обсуждены неклассические свойства нейронов.

Маффеи и Фиорентини [Maffei, Fiorentini, 1976] показали, что стимуляция неотвечающей зоны может вызвать как фасилитирующее, так и тормозное влияние. Ряд экспериментов, описанных выше (в этой главе), свидетельствует, что на самом деле фасилитирующее влияние есть результат стимуляции тех участков весовой функции, ответ с которых находится ниже порога вызова импульсной активности; следовательно, эти участки на самом деле линейны. В то же время тормозные влияния с участков вне весовой функции имеют нелинейный характер, т. е. стимул противоположной полярности возбуждения не вызывает. Тормозные субзоны на периферии РП, выявляемые стимулами оптимальной ориентации, описаны многими авторами [Creutzfeldt, Ito, 1968; Bishop et al., 1971; Henry, 1977; Митова, 1978; Витанова, Митова, 1980; Palmer, Davis, 1981; Глезер и др., 1982а, 1989; Яковлев и др., 1987; Гаузельман и др., 1988].

Простые нейроны без тормозных субзон встречаются преимущественно в слое IV коры, с тормозными субзонами в более высоко расположенных слоях, что соответствует представлениям об усложнении строения нейронной организации вверх от слоя IV, в который поступает основная информация от НКТ. На рис. 27, *а* приведены суммарные ответы группы простых нейронов (кластеров) на решетки оптимальной частоты. Видно, что в слое II нейроны отвечают только на вход решетки в РП, а когда решетка стимулирует периферию, ответ подавлен. В слое IV нейроны отвечают одинаково на каждый период. Тормозное влияние с периферии может иметь модулированную форму [Гаузельман и др., 1988]. На рис. 27, *б* показан результат эксперимента на нейроне подобного типа. Ядро РП (классическая зона) стимулировалось одномерным шумом, вызывавшим фоновую импульсацию. При одновременном раздражении периферии РП решеткой оптимальной частоты фоновый разряд подавлялся в фазе с ответом на стимуляцию РП решеткой, перекрывавшей все поле. Этот результат можно объяснить следующей конструкцией (рис. 27, *в*). Тормозная зона образована простым нейроном, весовая функция которого находится в фазе с весовой функцией основного нейрона. Торможение на него от периферийного нейрона передается через тормозной интернейрон.

У других нейронов тормозные влияния с периферии имели немодулированную форму. Следовательно, у этих нейронов тормозная периферия организована сложными нейронами.

Исследование пространственно-частотных свойств тормозной периферии показало, что ПЧХ периферии и ядра РП могут совпадать или быть близкими, как, например, у нейрона на рис. 27, *б*. В этом случае периферия подавляет ответ ядра, т. е. периферия выполняет функцию латерального торможения, подобно тому как это делает

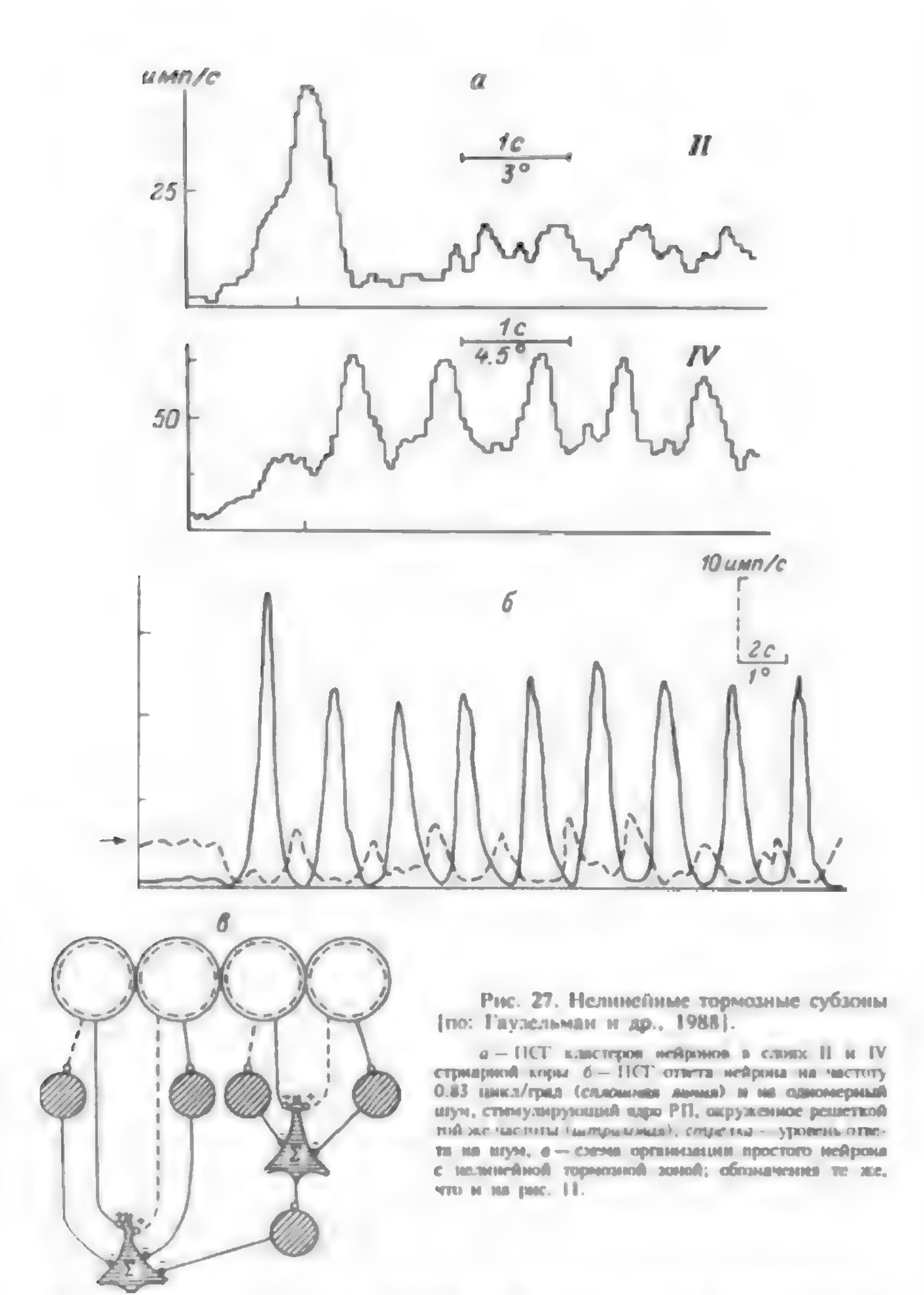


Рис. 27. Нелинейные тормозные субзоны (по: Гаузельман и др., 1988).

а — ПСТ кластеров нейронов в слоях II и IV стриарной коры. *б* — ПСТ ответа нейрона на частоту 0.83 цикл/град (сплошная линия) и на одномерный шум, стимулирующий ядро РП, окруженное решеткой той же частоты (штриховая), стрелка — уровень ответа на шум, *в* — схема организации простого нейрона с нелинейной тормозной зоной; обозначения те же, что и на рис. 11.

периферия круглого РП в сетчатке или НКТ, но не по контрасту, а по частоте. Там периферия служит для выделения контура между областями разной яркости. Здесь она выделяет контур между областями с разным частотным составом. Значение этой операции —

взятия лапласиана в пространственно-частотной области — будет обсуждаться далее.

У других нейронов ПЧХ ядра и периферии не совпадают. На рис. 28 показан результат эксперимента, в котором снимали ПЧХ на решетки, ограниченные окном, размер которого соответствовал ядру РП, и на не ограниченные окном решетки. Ограничение решеток приводило к расширению ПЧХ. Причины этого видны из сравнения ответов на низкую частоту (0.4 цикл/град) решетки неограниченной величины, т. е. перекрывавшей все РП (рис. 28, *в*), раздражавшей только ядро (*б*) и только периферию (*г*) при одновременной стимуляции ядра одномерным шумом. Из сравнения ответов видно, что низкая частота, стимулируя периферию, подавляет в фазе ответ с ядра. Таким образом, за счет подавления низких частот сужается ПЧХ. По степени сужения можно судить о ПЧХ тормозной зоны.

Об этом же свидетельствуют эксперименты, в которых снимали ответы на вход и выход решеток разной ПЧ из РП. У части нейронов, которые имели тормозные зоны на периферии, наблюдался эффект отдачи, свидетельствующий о реципрокных отношениях между центром и периферией (рис. 29). По ответу на выход можно судить о ПЧХ тормозной зоны.

Считалось, что только простые нейроны имеют тормозные фланги. Позднее, однако, было показано, что такие фланги могут быть у сложных и сверхсложных нейронов [Глезер и др., 1973б; Albus, 1975]. Как и у простых нейронов, их может не быть либо они могут быть с одной или двух сторон. Пример нейрона с тормозной периферией с одной стороны приведен на рис. 30. Когда через поле проходила решетка ограниченной ширины, то ответ начинался в момент входа решетки в поле. Однако максимум его развивался, когда задний край решетки выходил из тормозной зоны, но возбудительная зона была еще перекрыта решеткой.

Взаимовлияния между частотами могут быть выражены очень сильно как у простых, так и у сложных нейронов. На рис. 31 приведены ответы сложного нейрона на синусоидальные и прямоугольные решетки разной ПЧ. В прямоугольной решетке помимо фундаментальной частоты присутствуют 3-я и последующие нечетные гармоники. Видно, что 3-я гармоника относительно оптимальной частоты обладает сильным тормозным влиянием, подавляя спонтанную импульсацию и значительно уменьшая ответ на фундаментальную частоту.

У некоторых нейронов торможение зависит от фазы. Де Валуа с Тутелем [De Valois, Tootell, 1983] исследовали ответ нейрона на смесь двух частот: оптимальной (*F*) и какой-либо из добавочных ($^1/_4$, $^1/_3$, $^1/_2$, 2, 3 и 4*F*). Наиболее часто торможение ответа на основную частоту вызывали частоты 2 и 3*F*. При этом у части клеток вызываемое торможение зависело от относительной фазы двух компонент сложной решетки. Только при одном соотношении фаз ответ на сложную решетку был меньше, чем на простую оптимальной частоты. Если это соотношение заменить на обратное, то ответ на сложную решетку будет больше, чем на простую. Таким

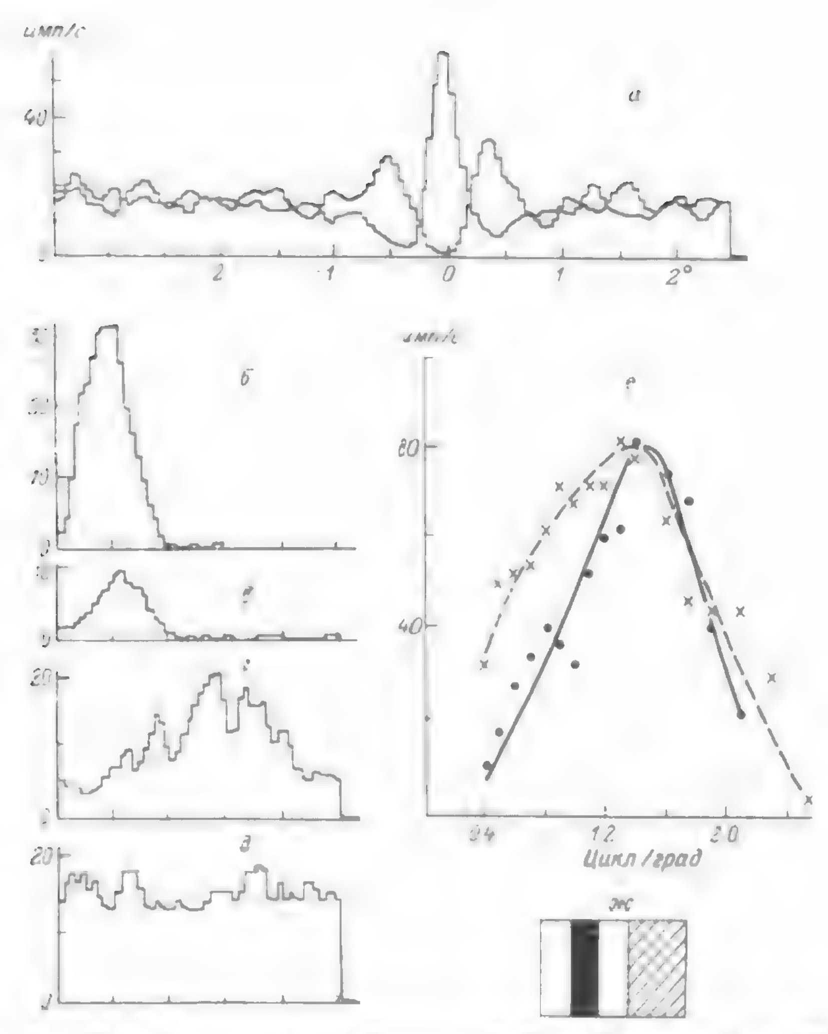


Рис. 28. Роль тормозных зон в образовании ПЧХ [по: Гаузельман и др., 1990]

а — ответы на полосы на фоне шума, *б* — ответ на частоту 0.4 цикл/град, предъявляемую только в ядре РП, *в* — то же при неограниченной величине решетки, *г* — раздражается частотой 0.4 цикл/град только периферия РП, ядро стимулируется шумом, *д* — ответ на шум в ядре, *е* — ПЧХ при стимуляции только ядра (штриховая линия) и всего РП (сплошная), *ж* — схема РП в плане (обозначения те же, что и на рис. 15).

образом, эта часть нейрона вела себя строго в соответствии с требованиями линейной теории. Однако у другой части клеток фаза не влияла на торможение, которое было одинаковой величины независимо от фазового угла между двумя компонентами сложной решетки.

Является ли торможение всегда следствием влияния тормозной периферии? Или частота, вызывающая торможение, может быть

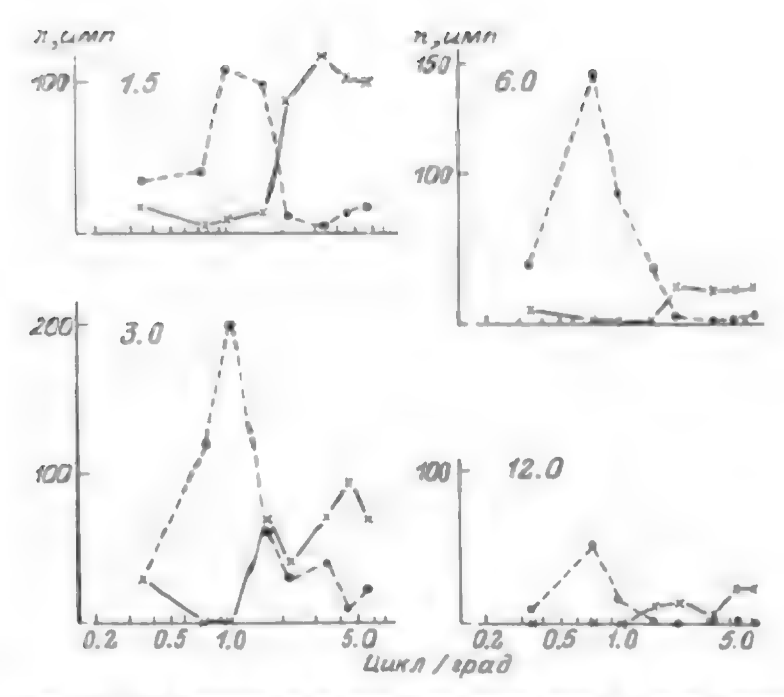


Рис. 29. ПЧХ, полученные на вход (штриховые линии) и выход (сплошные) решетки из РП при разной скорости движения стимулов (цифры над кривыми, град/с).

локализована внутри классической зоны? Для ответа на этот вопрос мы на достаточно большой популяции — 20 нейронов — сравнили ПЧХ, снятую в окошке, соответствующем весовой функции, с той ПЧХ, которая предсказывается весовой функцией нейрона. Во всех случаях они совпали. Следовательно, нелинейное торможение — результат влияния зон вне классической зоны РП.

Взаимотормозные отношения между разными частотами играют важную роль в обработке информации. Как будет показано далее, они важны для сужения ПЧХ и для подавления бедно представленных частот, зашумливающих изображение. Для выполнения второй операции существенны не только пространственно-частотные взаимовлияния, но и ориентированные. Как обсуждалось выше, понятие двумерной ПЧ включает не только частоту, но и ориентацию. Можно предположить, что тормозный эффект должны вызывать и стимулы, ориентация которых не совпадает с ориентациями, вызывающими ответы данного поля. Действительно, такое явление обнаружено в нашей лаборатории [Дудкин, Чуева, 1980; Шелепин, 1981]. Показано, что у части нейронов зрительной проекционной коры и ЛССО при прохождении через РП решеток разной ПЧ и ориентации возникает торможение спонтанной импульсации (см. рис. 31). О существовании взаимотормозных связей между

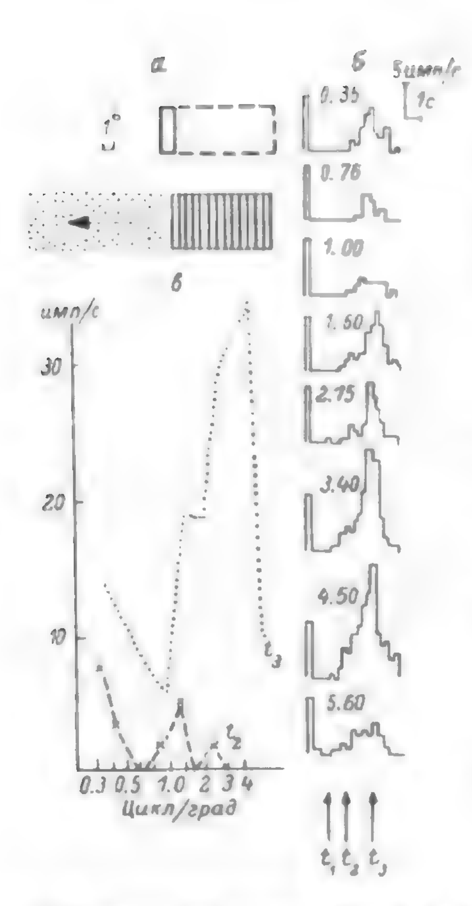


Рис. 30. Сложное поле с тормозным флангом [по Гаузельман и др., 1979].

а — карта поля с возбудительной (сплошная линия) и тормозной (штриховая) зонами; под ней — положение решетки в момент t_1. б — ПСТ ответов на решетки разной ПЧ, цикл/град; t_1 — момент входа решетки в возбудительную зону поля; t_2 — момент полного перекрытия поля; t_3 — момент, когда задний край решетки вышел из тормозной зоны, но сама решетка еще перекрывает возбудительную зону. в — ПЧХ в моменты t_2 и t_3.

нейронами стриарной коры свидетельствуют также данные, полученные на затылочной коре кошки [Creutzfeldt et al., 1974]. В этих опытах при раздражении РП полосками разной ориентации тормозное взаимодействие наблюдали в пределах цилиндра диаметром 300—500 мкм.

При изучении ориентационной селективности корковых нейронов Де Валуа с соавторами [De Valois et al., 1982] показали, что минимальный ответ часто приходится не на стимул, повернутый на 90° от оптимальной ориентации, а на углы, примыкающие к ней. Для узконастроенных клеток эти углы были значительно меньше 90°. Это можно объяснить тем, что при смещении по коре на небольшие расстояния ориентационная настройка нейронов меняется плавно [Albus, 1975]. Клетки, ближе лежащие друг к другу, оказывают более сильное взаимовлияние, чем удаленные.

У нейронов с нелинейным торможением иногда наблюдаются ответы на стимулы не только оптимальной, но и другой ориентации, преимущественно перпендикулярной к оптимальной [De Valois et al., 1982, fig. 6; Шевелев и др., 1983, рис. 1]. Существование подобных «детекторов креста» объясняется, с точки зрения нашей модели РП, следующим образом. Если число образующих субполей в оптимальной ориентации (см. рис. 19) невелико, то ориентационная настройка нейрона широка. Обострение ориентационной чувствительности нейрона достигается благодаря тормозным связям с соседних нейронов в данном модуле, РП которых настроены на другие ориентации. Наиболее сильное подавление будет идти с клеток, лежащих особенно близко к рассматриваемому нейрону и настроенных на близкие ориентации. Таким образом, наибольшее тормо-

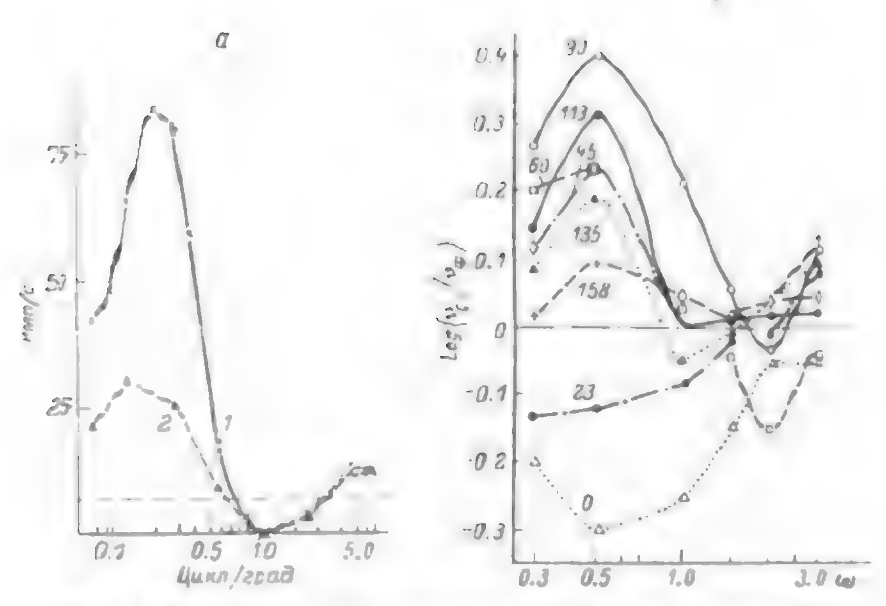


Рис. 31. Торможение по ПЧ и ориентации в нейроне как двумерном ПЧФ

а — ПЧХ нейронов стриарной коры на движущиеся синусоидальные (1) и прямоугольные (2) решетки разной ПЧ [по: Глезер и др., 1979]; б — ПЧХ стриарного нейрона, отвечающего торможением на ориентацию, ортогональную с оптимальной [по: Шевелев, 1981]. ν_c — ответ, ν_ϕ — фоновая импульсация; ω — частота решетки, цикл/град, цифры у кривых — ориентация решетки, град.

жение будут оказывать те ориентации, которые ближе к положительной части ориентационной характеристики нейрона, как и показано в опытах Де Валуа с соавторами и И. А. Шевелева с соавторами. Вследствие этого направление, перпендикулярное к оптимальному, будет подавлено в меньшей степени, а у некоторых нейронов — это зависит от выраженности тормозных связей — вообще не будет подавлено. В результате возникнут детекторы креста.

Предлагаемая модель удовлетворительно объясняет возникновение таких нейронов, но не предрешает вопроса, являются ли они лишь некоторым отклонением от нормы или имеют самостоятельное функциональное значение. Рассматриваемая модель, несмотря на внешнее сходство, не совпадает с моделью Крейцфельдта и соавторов [Creutzfeldt et al., 1974], по которой ориентационная чувствительность вообще возникает лишь благодаря взаимотормозным связям между корковыми нейронами. Согласно нашей модели, ориентационные свойства определяются геометрическими характеристиками соединения субполей (см. рис. 19), а тормозные взаимосвязи лишь улучшают ориентационную избирательность.

Глава III

МОДУЛИ ЗРИТЕЛЬНОЙ КОРЫ: НЕЙРОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

Выше (см. Введение) отмечалось, что функциональной единицей неокортекса, и зрительной коры в том числе, является не нейрон, а модуль. Попытке ответить на вопрос, какие операции переработки информации выполняют модули, посвящены эта и две следующие главы. В этой главе будут изложены данные, полученные при исследовании квазилинейных нейронов модулей стриарной коры, которые дают полное описание изображения, т. е. такое описание, из которого можно восстановить изображение. Этому же посвящена и гл. IV, в которой приведены психофизические свидетельства в пользу концепции линейных каналов модуля. В гл. V рассмотрены нелинейные механизмы модуля, служащие не для описания изображения, а для подбора модуля. Согласно представлениям, развиваемым в этой книге, нелинейные нейроны модулей служат для сегментации поля зрения на отдельные образы или их фрагменты (подобразы).

1. МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ДАННЫЕ

Обсудим сначала морфофизиологические предпосылки, позволяющие предполагать существование модулей. Зрительная кора организована ретинотопически, что проявляется в соответствии сдвига фокуса ВП в коре смещению объекта в поле зрения [Talbot, Marshall, 1941]. Другое проявление ретинотопической организации в том, что при повреждении локальных участков проекционной коры выпадают соответствующие им участки поля зрения. Однако ретинотопическая организация не соблюдается на уровне отдельных нейронов. Переход в коре от одного нейрона к другому, если расстояние между ними достаточно мало, не сопровождается соответствующим смещением положения их РП в поле зрения [Hubel, Wiesel, 1962]. Таким образом, на непрерывное топологическое представительство в коре накладываются на первый взгляд случайные изменения положения РП.

Этот феномен изучен количественно. Измеряли разброс положений центров РП рядом расположенных нейронов в 17-м поле у кошек [Albus, 1975]. Это делали методом тангенциального прохождения микроэлектродов через кору. Если принять за разброс величину, равную плюс-минус двум стандартным отклонениям распределения положений центров полей, то в центре глаза разброс составляет 1°. С удалением от центра он возрастает и на периферии 10° достигает 3—4°. Аналогичную картину наблюдали у обезьян

[Hubel, Wiesel, 1974b]. Если бы в коре поддерживалась строго ретинотопическая организация, это означало бы, что каждой точке коры соответствует одна точка на сетчатке. В действительности же точке на коре следует сопоставить некоторую область на сетчатке, где центры РП распределены по закону Гаусса со стандартным отклонением 0.25° для центра глаза кошки и до 1° на периферии. Наоборот: каждой точке сетчатки соответствует популяция нейронов в коре, 95% которых входит в цилиндр диаметром 2.6—2.7 мм.

Интересно отметить, что диаметр кортикального цилиндра с эксцентриситетом не меняется. Это объясняется тем, что с эксцентриситетом меняется фактор увеличения — число миллиметров по зрительной коре на 1° зрительного поля. У кошки фактор увеличения равен 2.3 в центре глаза и 0.6 в 10° к периферии. Аналогичная зависимость получена также у обезьян [Daniel, Whitteridge, 1961] и человека [Rovamo et al., 1978].[1] Отсюда следует, что каждая ганглиозная клетка сетчатки независимо от ее положения соединена с одинаковым числом корковых нейронов. Таким образом, ретинокортикальная проекция построена по стереотипной схеме.

К периферии поля зрения возрастает не только дисперсия положений РП, т. е. расстояние между их центрами, но и размер полей. Так, у кошки средний диаметр РП в центре глаза 0.7°, на периферии 10° — 2.6°. (Эти измерения сделаны с помощью только светлых полос; следовательно, величины полей были занижены — см. гл. II). Увеличение размера полей компенсирует рост дисперсии их положений.

Нейронные цилиндры в коре выделяются только условно: любую популяцию нейронов можно принять за цилиндр. Но если выбрать два неперекрывающихся цилиндра, то и их РП не должны перекрываться. У перекрывающихся цилиндров перекрываются и поля. Если выбрать два сильно перекрывающихся цилиндра и рассчитать для каждого из них среднее положение центров РП, то оказывается, что, несмотря на большой разброс в локализации отдельных полей, средняя позиция их центров смещается в соответствии со сдвигом по коре. Это смещение прослеживается в пределах меньших, чем случайные разбросы положения отдельных РП. Следовательно, ретинокортикальное представительство непрерывно, а не дискретно. Интеграция пространственной информации в нейронной популяции преодолевает нарушение на нейронном уровне передачи сигналов из точки в точку от сетчатки к коре. Это нарушение происходит не в результате плохой организации. С точки зрения гипотезы о кусочном Фурье-описании, оно необходимо для того, чтобы в модуле существовала проекция нескольких РП на один и тот же участок поля зрения.

---

[1] У человека фактор увеличения определен с помощью вживленных в зрительную кору электродов, раздражение которых вызывало точечный фосфен (измеряли зависимость положения проекции фосфена на экран от положения электрода) [Brindley, 1973]

Другим условием существования модуля являются столбы, открытые Хьюбелом и Визелом [Hubel, Wiesel, 1962]. Если погружать микроэлектрод так, чтобы он проходил перпендикулярно слоям коры, то выявляются РП какой-либо одной ориентации. Кортикальный цилиндр из нейронов с полями одной ориентации образует столб. Согласно первоначальным данным, столбы довольно широки в сечении: 0.5 мм у кошек, 0.2 мм у обезьян. При переходе от одного столба к другому резко меняется ориентационная настройка. Позднейшие исследования [Albus, 1975] показали, что, по-видимому, такой дискретности нет. При тангенциальном переходе от одного нейрона к другому вдоль коркового слоя ориентация хотя и немного, но обязательно меняется. По существу к аналогичному выводу пришли и авторы гипотезы о столбах [Hubel, Wiesel, 1974a], отмечая, что либо у столбов нет дискретности, либо их толщина меньше 25—50 мкм, а это величина, как указывают сами авторы, сравнима с размером нейрона.

Если имеется в виду участок коры, где расположены нейроны с одинаковой ориентацией полей, то следует говорить скорее не о столбах, а о пластинах, лежащих перпендикулярно слоям коры. Пластины составлены нейронами с полями одной ориентации. В плане сверху они образуют узор [Albus, 1975]. Расстояние по поверхности коры, при котором происходит изменение ориентации на 180°, у обезьян составляет 0.5—1.0 мм [Hubel, Wiesel, 1974a], а у кошек – 0.7—1.2 мм [Albus, 1975]. Таким образом, все ориентации представлены в нейронном цилиндре диаметром около 700 мкм.

Более адекватной методикой для выявления паттерна нейронов одной ориентации является дезоксиглюкозная техника, позволяющая идентифицировать группы нейронов, активных при избирательной стимуляции. Кошкам вводили внутривенно дезоксиглюкозу и показывали вертикальные (или горизонтальные) решетки разной ПЧ, двигавшиеся по экрану. Затем, после быстрого замораживания затылочных долей, делали срезы, на которых авторадиографически определяли активные места [Singer, 1981]. Оказалось, что в 17-м и 18-м полях нейроны, отвечающие на одну ориентацию, образуют регулярную систему из равноотстоящих друг от друга параллельных пластин, направление которых параллельно граничной линии между этими полями. В 17-м поле расстояние между такими пластинами 1 мм.

О пространственно-частотных свойствах в модуле полной ясности нет. Согласно первым сообщениям [Maffei, Fiorentini, 1976], по мере погружения микроэлектрода в столб выявляются нейроны, настроенные на все более высокую ПЧ. Следовательно, в отличие от колумнарной (колончатой) организации по ориентации выявляется ламинарная (послойная) по ПЧ. Однако авторы, применившие дезоксиглюкозную технику, пришли к иному выводу [Tootel et al., 1981]. Они предъявляли в течение длительного времени глазу кошки синусоидальные решетки одной частоты, но разных ориентации. Авторадиографическое исследование срезов мозга показало, что нейроны, отвечающие на одну ПЧ, сгруппированы в пластины ана-

логично тому, что наблюдается для ориентации. Расстояние между пластинами также 0.8—1.0 мм. По предварительным данным, ориентационные и пространственно-частотные пластины идут в разных направлениях. В цитохромоксидазных исследованиях, выполненных на обезьянах [Livingstone, Hubel, 1987], авторы пришли к выводу, что у этих животных нейроны, не имеющие ориентационных свойств с круглыми РП, сосредоточены в образованиях, которые можно характеризовать как вертикальные цилиндры, локализованные между колонками ориентационных нейронов.

Очень четкие данные по этому вопросу были получены недавно в работе Силвермена с соавторами [Silverman et al., 1989], которые исследовали пространственно-частотную структуру в стриарной коре обезьян. Они показали, что при тангенциальном прохождении микроэлектрода ПЧ настройка нейронов меняется постепенно от низких частот к высшим и эта картина периодически повторяется через 0.6—0.7 мм. Описанные выше вертикальные цилиндры при исследованиях с помощью цитохромоксидазы характеризуются ее высокой концентрацией. При этом низкочастотные нейроны расположены в центре цилиндра, и нейроны, настроенные на возрастающие частоты, лежат на возрастающих радиальных расстояниях.

Если резюмировать приведенные выше работы, то напрашивается аналогия с представлением двумерных ПЧФ на двумерной частотной плоскости f_x и f_y. С одним модулем можно отождествить плоскость, на которой обозначены изолинии разной ориентации и частоты. Для охвата всего поля зрения локальным спектральным анализом нужно, чтобы изолинии шли непрерывно по всей плоскости, составленной набором модулей. При этом выполняется очевидное условие: модули не являются фиксированными дискретными единицами. Центр модуля можно выбрать в любой точке поверхности, что соответствует рассмотренному выше представлению о цилиндре нейронов, РП которых разбросаны в определенном участке поля зрения случайно, но так, что усредненные центры их закономерно смещаются в зрительном поле соответственно сдвигу по коре. Разумеется, прямое сопоставление наборов двумерных частотных плоскостей и модулей неправомерно, так как реальные модули расположены в трехмерном пространстве коры.

Колончатая организация присуща не только нейронам, отличающимся по ориентационным и пространственно-частотным свойствам, но и по дирекциональности, цветности, бинокулярности. Колончатая организация существенна для организация обработки информации на высших уровнях зрительной системы. Колончатая организация позволяет сочетать два антагонистических типа описания: ретинотопический (точка в точку) и спектральный (распределенное). Несмотря на то что спектральный анализ локален, колончатая организация создает преемственность спектрального описания по всей коре. Как увидим, это имеет исключительно важное значение для формирования кардинальных свойств зрительной системы.

В заключение следует сказать, что представление о том, что модули не являются жестко фиксированными дискретными

единицами, отнюдь не противоречит модульной концепции. Маунткастль [Mountcastle, 1981] специально подчеркивает, что эта теория не рассматривает кору как собрание изолированных единиц, сцементированных в мозаику. Модули образованы миниколонками диаметром всего 30 мкм, каждая из которых содержит только 110 клеток (лишь в стриарной коре приматов их 260). По-видимому, можно думать, что модуль выделяется как функциональное объединение миниколонок, обеспечивающее выполнение определенной операции.

2. ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ПРЕДСКАЗАНИЯ ГИПОТЕЗЫ О КУСОЧНОМ ФУРЬЕ-АНАЛИЗЕ

Гипотеза, согласно которой часть РП зрительной коры выполняет кусочный Фурье-анализ, предъявляет определенные требования к пространственным и пространственно-частотным характеристикам поля. Так, двумерные весовые функции полей должны быть линейными. Следовательно, весовые функции должны определять их пространственно-частотные и ориентационные характеристики. Должны выполняться определенные соотношения между пространственными характеристиками поля и его ПЧХ. Проанализируем эти соотношения при одной фиксированной ориентационной настройке полей.

Рассмотрим в первом приближении пространственные и пространственно-частотные характеристики элементов, выполняющих разложение в ряд Фурье. Если набор РП (модуль) осуществляет в данном участке поля зрения кусочный Фурье-анализ, то РП модуля должны быть одинакового размера, поскольку разложение в ряд Фурье происходит на интервале заданной величины. В наиболее известном тригонометрическом базисе весовая функция должна содержать от одного и более периодов (гармоник) той частоты, на которую настроено поле. Однако отнюдь не обязательно, что именно такой ряд Фурье должен существовать в зрительной системе. Известны ортогональные базисы, в которых количество периодов в весовой функции может не быть целым числом [Zhong-Di Wang, 1981]. Но во всех базисах интервал разложения (размер поля D в нашем случае) должен быть постоянным. Для простоты здесь представлены тригонометрический базис и синусоидальные весовые функции (рис. 32). Далее будет показано, что в зрительной системе есть модули с разным размером полей. В каждом модуле соотношение гармоник должно сохраняться, или, иными словами, в каждом модуле должны быть поля с разными индексами сложности.

Характеристики РП как фильтров ПЧ (рис. 32, *б*) выводятся из весовых функций (рис. 32, *а*) следующим образом. Каждую весовую функцию следует рассматривать как гармонический сигнал, промодулированный в первом приближении прямоугольным импульсом шириной D. ПЧХ весовой функции определяется формулой [Сороко, 1971]

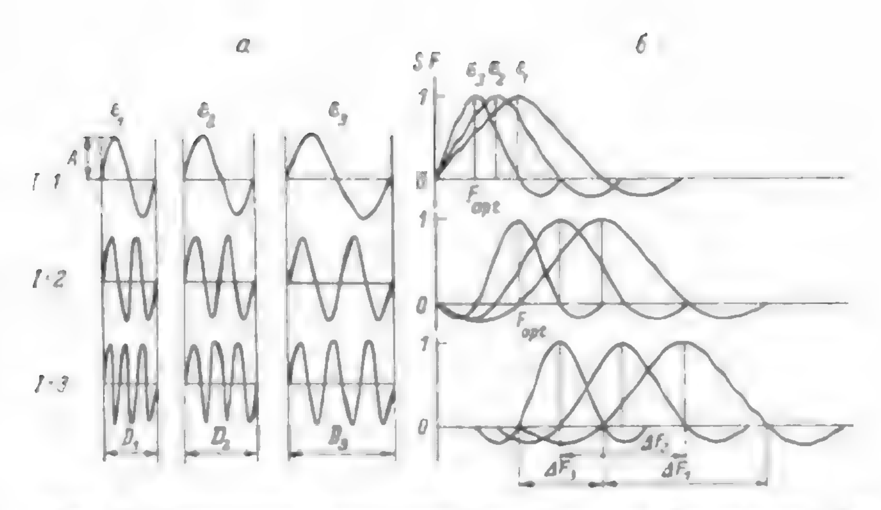


Рис. 32. Теоретические предсказания модели кусочного Фурье-анализа [по Глезер и др., 1983].

а — весовые функции РП, *по столбцам* — поля одинакового диаметра *D*, составляющие модуль при данном эксцентриситете *e*; *вдоль строк* — поля разной величины, но одинакового индекса сложности; *б* — нормированные ПЧХ. F_{opt} — оптимальная частота, определяемая периодом весовой функции. ΔF_1, ΔF_2 и ΔF_3 — ширина полосы пропускания полей с размерами D_1, D_2 и D_3 соответственно.

$$SF(\omega) = \frac{1}{2}\left[\frac{\sin(\omega - \omega_0)D/2}{(\omega - \omega_0)D/2} + \frac{\sin(\omega + \omega_0)D/2}{(\omega + \omega_0)D/2}\right],$$

из которой следует, что ширина полосы пропускания — расстояние между нулями функции $SF(\omega)$ — равна $\Delta F = K/D$, где K — константа [Куперман, 1977]. Таким образом, модель предсказывает, что в пределах одного модуля (по одному столбцу на рис. 32) при неизменном D не должна меняться ΔF. Если существует несколько модулей, характеризующихся разными D, то с увеличением D (вдоль строк рис. 32) должна уменьшаться ΔF. Второе предсказание относительно ПЧХ заключается в том, что тормозные зоны должны окаймлять центральную положительную часть ПЧХ (рис. 32, *б*).

3. МОДЕЛЬ МОДУЛЕЙ

Как уже обсуждалось выше, линейные нейроны являются теми элементами, с помощью которых можно получить полное описание изображения. В этом разделе будет рассмотрена конструкция линейных элементов модуля.

Обычно под модулем зрительной коры подразумевают гиперколонку нейронов, т. е. совокупность близлежащих нейронов, РП которых охватывают полный диапазон ориентаций: от 0 до 360°. Поскольку в колонке нейронов одной ориентации встречаются РП разных размеров и типов, то в соответствии с наиболее

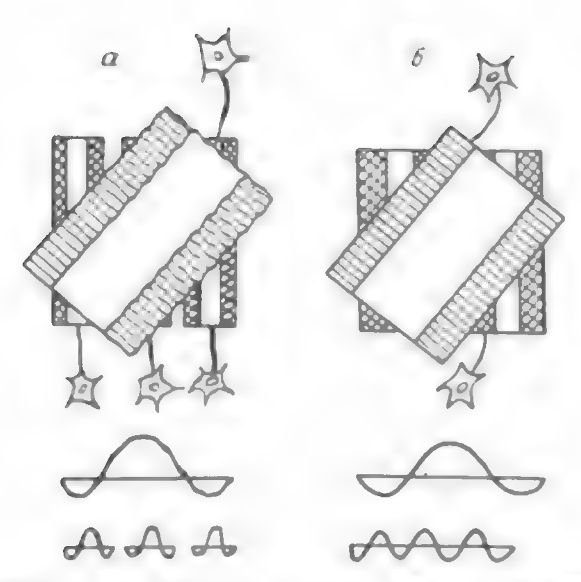


Рис. 33. Модели модулей стриарной коры [по: Глезер и др., 1989]

а — модуль составлен одинаково ориентированными РП разной ширины и ориентации; *б* — модуль составлен решетчатыми фильтрами разной РЧ и ориентации одного размера. Одномерные весовые функции показаны внизу

принятой точкой зрения в модуль стриарной коры включены клетки, которые являются детекторами краев или полос разной ориентации (рис. 33, *а*). *Внизу* показаны весовые функции нейронов в направлении, ортогональном к оптимальной ориентации. Ответ каждого нейрона равен интегралу произведения его двумерной весовой функции на распределение освещенности в пределах его РП.

Согласно альтернативной модели, узкополосные элементы модуля объединяются, образуя решетчатые фильтры (рис. 33, *б*). В соответствии с этой точкой зрения линейные элементы модуля являются устройством, выполняющим кусочный Фурье-анализ изображения. Опять-таки ответ каждого нейрона равен интегралу произведения его весовой функции на распределение контраста, но в этом случае каждый нейрон вычисляет спектральный коэффициент.

Подчеркнем еще важное, с нашей точки зрения, обстоятельство. В соответствии с обсужденными в предыдущей главе механизмами нейроны стриарной коры формируют ответ не по освещенности в пределах их РП, а по контрасту, т. е. сигнал на входе нейрона имеет участки со знаками разной полярности.

Приведем экспериментальные доказательства в пользу гипотезы кусочного Фурье-анализа, которую мы впредь будем именовать моделью модулей. (Роль нелинейных элементов в этой модели будет обсуждаться ниже, в гл. V).

4. ПРОСТРАНСТВЕННЫЕ ПАРАМЕТРЫ ЛИНЕЙНЫХ НЕЙРОНОВ

В первую очередь следует выяснить, какое максимальное число периодов или субполей разного знака может иметь весовая функция простого поля. Эта величина определяет номер наибольшей гармоники, т. е. характеризует точность, с которой модуль описывает изображение. Разные авторы обнаружили разное число периодов: 1.5 [Hubel, Wiesel, 1962], 2 [Palmer, Davis, 1981; Camarda et al., 1985b], 2.5 [Maske et al., 1985; Heggelund, 1986a], 3 [Mullikin et al., 1984], 4 [Глезер, 1985б; Palmer et al., 1985; Глезер и др., 1988].

В нашей работе [Глезер и др., 1989] мы попытались выявить причину этих разногласий и установить действительное максималь-

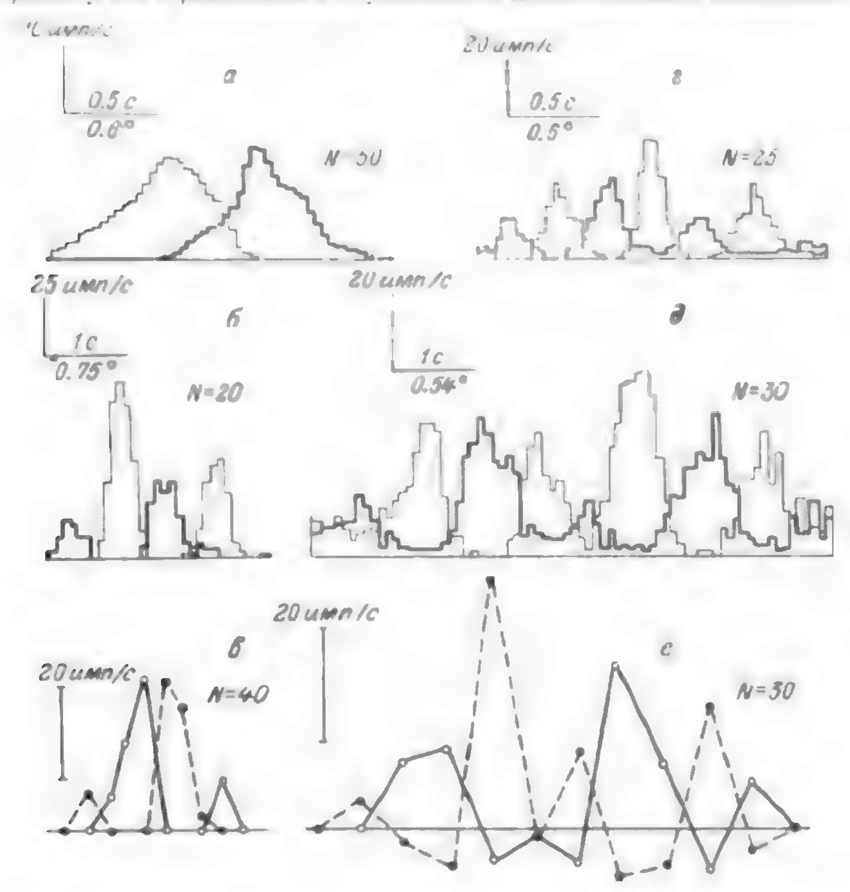


Рис. 34. Ответы четырех простых нейронов (а, б, г, д) на движущиеся полосы [по: Глезер и др., 1989].

РП нейронов составлены соответственно 2, 4, 6 и 8 субполями. Для двух нейронов (б и д) показаны также ответы на мелькающую светлую полосу (в, е, сплошная линия — on-ответ, штриховая — off)

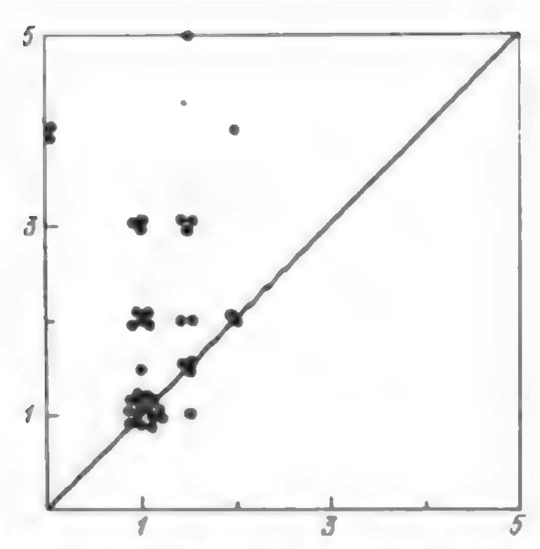


Рис. 35. Зависимость числа периодов в весовой функции (*по оси ординат*), полученного при помощи решеток, составленных разным числом циклов, от числа периодов в профиле активности (*по оси абсцисс*) [по: Глезер и др., 1989]

ное число периодов. Опыты, в которых РП простых нейронов стриарной коры кошки тестировали обычным методом с помощью движущихся или мелькающих тонких светлых и темных полос, выявили, что число субполей в простых полях может быть в пределах от 1 до 8 и соответственно число периодов — от 0.5 до 4 [Там же]. На рис. 34 приведены примеры таких нейронов. Однако число нейронов, имеющих более чем два периода в весовой функции, невелико, о чем свидетельствует нижняя часть (Б) табл. 1. Если это

Таблица 1

Количество нейронов, имеющих различное число периодов (I) или субполей (II) в весовой функции по данным разных авторов

Источник	Метод	Число нейронов	I	II	Доля нейронов, % I	Доля нейронов, % II
А — сложные нейроны						
Глезер и др., 1973а	Движение прямоугольной решетки	57	1	—	25.5	—
			2	—	38.2	—
			3	—	16.4	—
			4	—	9.1	—
			5	—	10.1	—
De Valois et al., 1985	Движение синусоидальной решетки	47	1	—	19.2 (17.3/16.7)	—
			2	—	38.4 (51.7/39.0)	—
			3	—	17.0 (10.3/22.2)	—
			4	—	14.9 (13.8/5.5)	—
			5	—	6.4 (6.9/5.5)	—
			6	—	2.1 (0/5.5)	—
			7	—	2.1 (0/5.5)	—

Таблица 1 (*продолжение*)

Источник	Метод	Число нейронов	I	II	Доля нейронов, %	
					I	II
Б — простые нейроны						
Palmer, Davis, 1981	Мелькающая светлая полоса	127		1		31.3
			1	2	62.0	41.1
				3		32.2
			2	4	35.0	2.4
Mullikin et al., 1984	Тот же	162		1		18.9
			1	2	55.0	36.4
				3		31.5
			2	4	41.0	9.3
				5		2.5
			3	6	5.0	2.5
Camarda et al., 1985a	»	74		1		0
			1	2	57.0	57.0
				3		32.0
			2	4	43.0	11.0
	Движение светлого и темного краев	82		1		5.0
			1	2	71.0	66.0
				3		23.0
			2	4	29.0	26.0
Maske et al., 1985	Движение светлой и темной полос	237		1		0
			1	2	54.0	54.0
				3		31.0
			2	4	39.0	7.5
				5		7.5
			3	6	7.5	—
Heggelund, 1986a	Мелькающая светлая полоса	211		1		2.8
			1	2	43.0	40.8
				3		40.3
			2	4	52.0	11.4
				5		4.7
			3	6	5.0	—
Глезер и др., 1989	Движение и мелькание светлой и темной полос	213		1		3.3
			1	2	49.0	46.0
				3		25.8
				4	39.0	13.0
				5		3.3
			3	6	9.0	5.6
				7		—
			4	8	2.4	2.4

Примечание. Для сложных нейронов приведено число периодов линейной компоненты весовой функции (ВФ). В работе Де Валуа с соавторами [De Valois et al., 1985] исследовали вместе сложные и простые нейроны. Поскольку в нашей статье [Глезер и др., 1973а] определяли зависимость от числа светлых полос и нельзя было выяснить зависимость от числа полупериодов, то данные Де Валуа с соавторами также представлены в виде зависимости от числа периодов. В скобках — отношение простых нейронов к сложным, %.

действительно так, то может возникнуть сомнение, достаточно ли их число для выполнения Фурье-анализа.

Исследования, выполненные с помощью более изощренных методов, описанных в гл. II, дали иные результаты. Так, на диаграмме (рис. 35) число периодов в весовой функции, выявленное обычным методом с помощью светлых и темных полос, нанесено относительно

оптимального числа периодов, полученного с помощью решетчатых стимулов, состоящих из разного числа периодов. Видно, что совпадение отмечается только для половины нейронов. Это же может быть показано другим методом: по распределению ширины полосы пропускания ПЧХ (см. ниже).

Таким образом, число нейронов, весовая функция которых содержит более чем 1.5—2 периода, гораздо больше, чем может быть выявлено обычным методом картирования РП. Это обусловлено тем, что часть субполей или даже все субполя в весовой функции могут обладать высоким порогом вызова импульсного ответа, как подробно обсуждалось в предыдущей главе.

5. ГАРМОНИЧЕСКИЕ БАЗИСНЫЕ ФУНКЦИИ

Результаты, описанные выше, свидетельствуют о том, что в первом приближении базисные функции составлены четырьмя гармониками. Для точного количественного определения базиса были проведены следующие измерения.

На рис. 36, *а* показано распределение размеров РП простых нейронов с эксцентриситетом 0—6°, т. е. в центральной области зрения, а *заштрихованными прямоугольниками* — распределение в

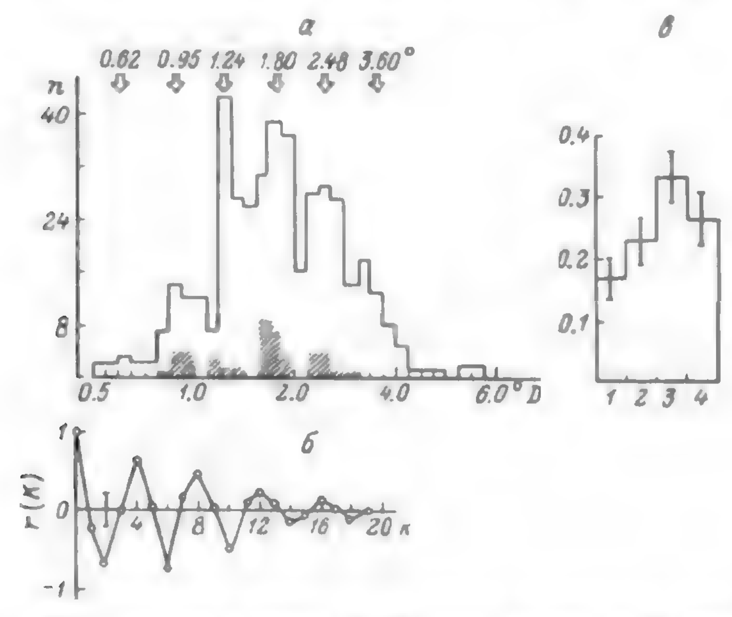


Рис. 36. Распределение размеров РП (D) простых нейронов [по Глезер и др., 1989]

а — гистограмма значений D при эксцентриситете 0—6°, *заштриховано* — при эксцентриситете 0°, *стрелки* — медианы пиков; *б* — автокорреляционная функция; *в* — просуммированная по периодам гистограмма; *черточками* показаны 95 %-е доверительные интервалы

самом центре поля зрения от 0 до 1°. В обоих распределениях значения D сгруппированы через интервалы $^1/_2$ окт, что образует дискретное распределение с пиками на 0.62, 0.95, 1.24, 1.80, 2.48 и 3.60°. Величины этого ряда были измерены как медианы пиков, исключая последнюю величину 3.60°, которая экстраполирована из предыдущих интервалов. Существование дискретности ряда и периодичности пиков распределения высокозначимо статистически. Об этом свидетельствует функция автокорреляции (рис. 36, *б*). Из сравнения r_k и среднеквадратического отклонения случайного ряда ($\pm\sigma$ показаны *вертикальной черточкой*) очевидно, что значения r_k существенны и ряд не случаен. Это же можно показать следующим способом. Оценим величину периода из автокорреляционной функции. Разделим гистограмму на неперекрывающиеся части, каждая из которых равна длине периода, и просуммируем их. Если предположение о периодичности неверно, то при суммировании пики и впадины должны усредниться и результирующая кривая должна быть равномерной. Из доверительных 95%-х границ (*вертикальные черточки на гистограмме* рис. 36, *в*) очевидно, что результаты высокозначимы статистически.

Как уже обсуждалось выше, кусочный Фурье-анализ должен осуществляться на участке (окошке) фиксированной величины. Если верна наша гипотеза, то из распределений на рис. 36 следует, что существует набор модулей. Каждый модуль характеризуется своим размером окошка. Можно было бы предположить, что размер окошка увеличивается с эксцентриситетом, однако сравнение распределений при 0—6 и 0—1° свидетельствует о том, что сетки модулей с окошками разных размеров перекрывают всю центральную часть поля зрения.

Попробуем теперь выяснить, в каком соотношении находятся весовые функции в каждой ячейке сетки независимо от ее размера. Для того чтобы получить обобщенные данные по большой выборке нейронов, проделали следующее. Построили распределение оптимальных ПЧ, на которые настроили простые нейроны. Затем построили два распределения: одно — по оптимальным частотам $F_{пол}$, которые рассчитывали из весовой функции нейрона $F_{пол} = {}^1/_2\ L$, где L — расстояние между вершинами соседних положительной и отрицательной зон в весовой функции (см. рис. 22 и объяснение к нему), другое — по оптимальной частоте $F_{реш}$, определенной по максимальному ответу нейрона на синусоидальные решетки разной ПЧ.

Использование $F_{пол}$ как оптимальной частоты было обусловлено следующими соображениями. Из теории линейных систем следует, что в линейных нейронах $F_{пол}$ должно быть равно оптимальной частоте $F_{реш}$. (На самом деле, как будет показано далее, это не совсем так). Использование $F_{пол}$ позволяет охватить большую выборку нейронов, поскольку не каждый нейрон был обследован достаточно долго для того, чтобы снять полностью ПЧХ. Кроме того, бывало, что и в тех случаях, когда ПЧХ получена, максимум выражен плохо. Наконец, немаловажной причиной явилось то, что распределение $F_{пол}$ можно было сравнить с результатами, полученными в работе Поллена

и Фелдона [Pollen, Feldon, 1979], которые также строили распределение $F_{пол}$ нейронов стриарной коры кошки, но не простых, а сложных, нелинейных, имевших линейную компоненту в ответе. У этих нейронов в ответе на полосы также выявляются пики и горбы, что позволяло определить $F_{пол}$. Отличие от простых нейронов у них в том, что модулированный ответ наложен на немодулированную компоненту ответа (см. гл. II). В опытах Поллена и Фелдона не применяли темной полосы, а только светлую.

Результаты наших экспериментов приведены на рис. 37, *А, а*, на котором видно, что распределение дискретно и пики (*белые стрелки*) идут, как и в случае величины РП, через $^1/_2$ окт. О высокой статистической значимости результата свидетельствуют автокорреляционная функция и суммарная гистограмма (рис. 37, *А, б, в*), построенные так же, как на рис. 36, *б, в*.

Сравним наши данные с данными Поллена и Фелдона. Оба распределения совпадают почти точно. Двум из пиков в нашем ряду (3.7 и 5.4 цикл/град) были приписаны значения, полученные в опытах Поллена и Фелдона, поскольку они совпадают со слабо намеченными пиками в нашем распределении, а также могут быть экстраполированы из соседних значений. Пик на 0.45 цикл/град также экстраполирован, поскольку слишком малое число нейронов с большими РП удалось зарегистрировать. Поллен и Фелдон не нашли пиков на 0.45 и 0.65 цикл/град; это, видимо, объясняется тем, что они исследовали меньшую область поля зрения. Подчеркнем, однако, еще раз, что дискретность ряда высокозначима статистически.

Представляло интерес сравнить полученный ряд с рядом, построенным не из $F_{пол}$, а непосредственно из $F_{реш}$. Как уже отмечалось выше, при определении оптимальной частоты по ПЧХ не всегда пик на последней выражен отчетливо, поэтому был использован метод аппроксимации ПЧХ гауссианом, предложенный Толхерстом и Дином [Tolhurst, Dean, 1987]. Этот метод был подробно описан выше (см. гл. II). Число нейронов, которые могут быть обработаны таким методом, ограничено как из-за его трудоемкости, так и из-за необходимости иметь ПЧХ с не слишком большим разбросом точек, по которым проводится кривая и где V_f (см. рис. 15) не слишком велико. Были отобраны нейроны, у которых отсутствовало перекрытие on- и off-зон и которые имели хорошо выраженную модуляцию в ответах на движущиеся синусоидальные решетки (ответ имеет форму продетектированной синусоидальной волны и молчит часть периода), т. е. те нейроны, которые удовлетворяют критерию линейности. Поэтому выборка также была меньше.

Для получения распределения был использован метод скользящего класса, который позволяет выявить более точно пики в случае мультимодального распределения. При обычном методе неудачная выборка значения класса или начальной точки отсчета может привести к смазыванию пиков, что особенно проявляется при малых выборках. Шаг скольжения df определялся равным наименьшему интервалу между двумя соседними по величине значениями. Этот

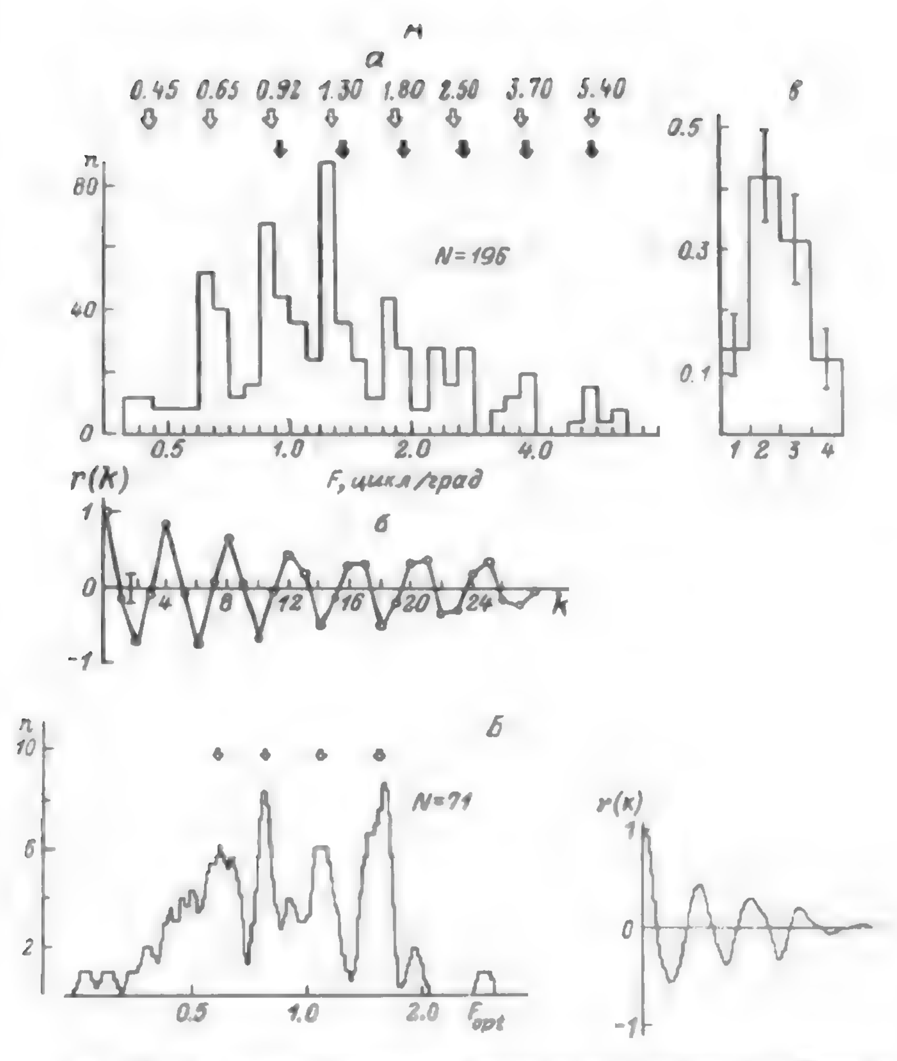


Рис. 37. Распределение оптимальных частот простых нейронов [по: Глезер и др., 1988].

А — распределение оптимальных $F_{пол}$ = 1/T (см. рис. 22), *а* — гистограмма значений *F*, *белые стрелки* — медианы пиков распределения, *черные стрелки* — значения *F* из работы Поллена и Фелдона [Pollen, Feldon, 1979], *б*, *в* — то же, что и на рис. 36, *б*, *в*. *Б* — распределение оптимальных частот F_{opt}, определенных по ПЧХ, *справа* — автокорреляционная функция (по данным А. Плявачускаса).

шаг определяет точность распределения. Величина класса Δf берется примерно на порядок выше, чтобы обеспечить достаточный объем класса. На гистограмме рис. 37, *Б* $\Delta f / df = 5$. Значения гистограммы, полученной таким образом, были увеличены в 3 раза, а затем гистограмма была сглажена скользящим средним по модулю 3 для подавления неинформативных колебаний высокой частоты.

Таблица 2

Значения пиков оптимальной частоты, рассчитанные разными методами из разных работ (по: А. Плескачаускасу)

Источник	Пики			
1		0.95	1.35	1.91
2	0.65	0.92	1.30	1.80
3	0.70	0.94	1.28	1.70
4	0.57	0.80	1.13	1.63

Такой способ построения гистограммы позволяет более точно определить полимодальность гистограммы в случае малых выборок. В случае обычной гистограммы с классом Δf ее значения представляют собой только отдельные точки из гистограммы со скользящим классом. Потеря информации в этом случае очевидна. Полученное методом скользящего класса распределение $F_{реш}$, как и в случае $F_{пол}$, дискретно с шагом $^1/_2$ окт. Однако значения пиков несколько сдвинуты, как это видно в табл. 2, где приведены значения основных пиков для распределений $F_{пол}$, полученных Полленом и Фелдоном (*1*) [Pollen, Feldon, 1979], в нашей работе обычным методом построения гистограмм (2), методом скользящего класса (3) и для $F_{реш}$ (4). Причины сдвига можно понять из распределения отношения $F_{пол}/F_{реш}$ (рис. 38). Оно асимметрично, и хотя максимум находится

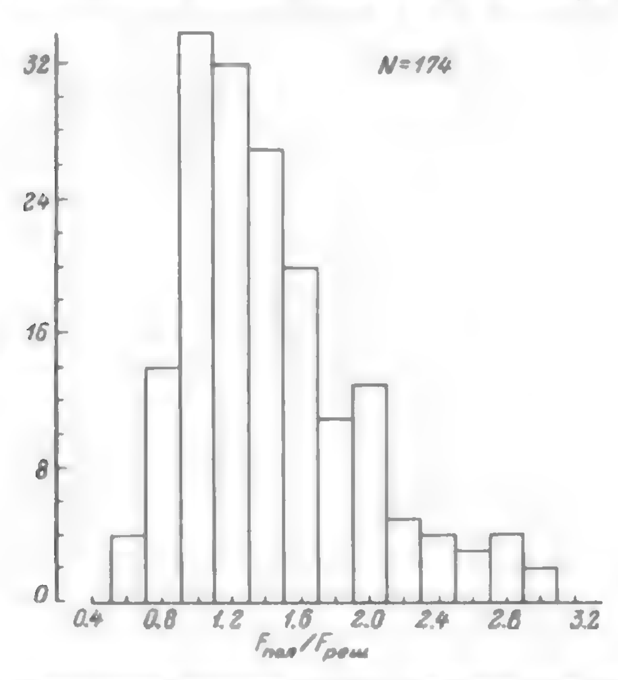


Рис. 38. Распределения отношений $F_{пол}/F_{реш}$ [по: Глезер и др., 1989].

Таблица 3

Индексы сложности ($I = D/T$), цикл/модуль

T, град	D, град					
	0.62	0.95	1.24	1.8	2.48	3.6
2.20	0.28	0.43	0.56	0.82	*1.13*	*1.64*
1.54	0.40	0.62	0.81	*1.17*	*1.61*	*2.34*
1.07	0.58	0.89	*1.16*	*1.68*	*2.32*	*3.36*
0.76	0.82	*1.25*	*1.63*	*2.37*	*3.26*	*4.74*
0.53	*1.17*	*1.79*	*2.34*	*3.40*	*4.68*	*6.79*
0.37	*1.68*	*2.57*	*3.35*	*4.86*	6.70	9.73
0.26	*2.38*	*3.65*	*4.77*	6.92	9.54	13.85
0.18	*3.44*	*5.28*	6.89	10.00	13.78	20.00

на 1, но число нейронов, где $F_{пол}/F_{реш} > 1$, значительно больше. Значение этого факта будет обсуждаться ниже.

Полученные распределения величин D РП и $F_{опт}$ позволяют рассчитать гармонические базисные функции модулей. Разделив значения D на значения периодов $T = 1/F_{пол}$, получим значения индексов сложности, характеризующих число периодов оптимальной частоты, вмещающихся в размер РП [Глезер и др., 1988]. Результаты приведены в табл. 3, где *курсивом* выделены все наблюдавшиеся в эксперименте сочетания D и T. Усреднив полученные значения для каждого первого, второго и т. д. членов ряда, получим ряд, характеризующий значения индексов сложности, или, что то же самое, число периодов в весовой функции для каждой гармоники независимо от размера РП, составляющих модуль. Был получен следующий ряд:

1.15, 1.62, 2.31, 3.34, 4.77.

Известно, что гармоники в случае Фурье-разложения не обязательно должны быть целыми числами, но они должны находиться в определенных соотношениях [Zhong-Di Wang, 1981].

Действительно, после нормализации мы получим ряд

1.00, 1.41, 2.00, 2.90, 4.15.

Можно показать, однако, что нормализованный ряд действительно отображает гармонические базисные функции.

Произведем такой же расчет, какой был сделан для D и $F_{пол}$, для D и $F_{реш}$. В результате получим непосредственно ряд

1.05, 1.53, 2.15, 3.09, 4.40.

Этот ряд практически совпадает с нормализованным рядом, полученным при вычислении по $F_{пол}$. Необходимость нормализации обусловлена тем, что оптимальная частота, полученная из ответов на полосы, имеет постоянную ошибку, поскольку $F_{пол}/F_{реш} > 1$ (см. рис. 38). Подчеркнем, что в обоих случаях ряд получен по совершенно независимым измерениям из весовой функции и из ПЧХ.

Однако полученный ряд допускает две интерпретации. Первая заключается в том, что модуль выполняет кусочное линейное Фурье-

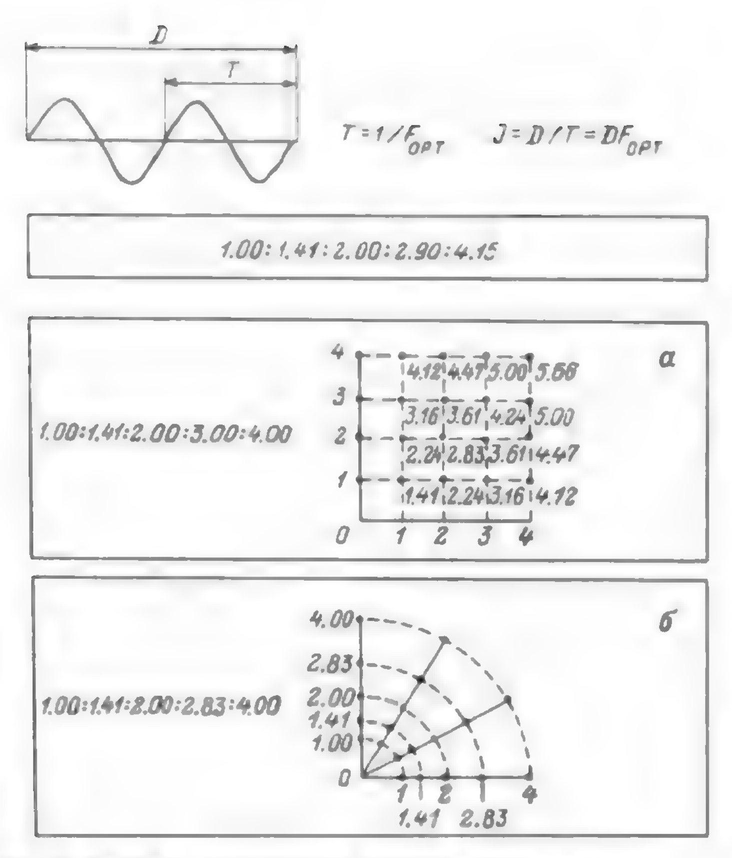


Рис. 39. Линейное и лог-частотное Фурье-преобразование. Объяснения в тексте.

преобразование. Конструкцию модуля можно показать с помощью двумерной пространственно-частотной плоскости следующим образом (рис. 39, *а*). Гармоники 1, 2, 3, 4 лежат на *вертикальной* и *горизонтальной осях*. Гармоника $1.41 = \sqrt{2}$ соответствует наиболее часто встречающейся 1-й гармонике в диагональной ориентации.

Согласно второй интерпретации, полученный ряд можно трактовать иначе. Можно аппроксимировать его как $(\sqrt{2})^n$, где $n = 0, 1, 2, 3, 4$. Тогда независимо от ориентации гармоники образуют логарифмический ряд

$$1.00 : 1.41 : 2.00 : 2.83 : 4.00 \text{ (рис. 39, } б).$$

В этом случае проходит гипотеза локального лог-частотного полярного анализа [Cavanagh, 1985]. Выбрать между двумя интерпретациями позволили данные по измерению пространственно-частотных свойств нейронов.

6. ПРОСТРАНСТВЕННО-ЧАСТОТНЫЕ ПАРАМЕТРЫ ЛИНЕЙНЫХ НЕЙРОНОВ

Две модели линейных элементов модуля (см. рис. 33) предполагают не только различные пространственные параметры, но и разные пространственно-частотные свойства. На рис. 40 представлены эти параметры для моделей модуля разного рода. В соответствии с детекторной гипотезой (модель *1*) все РП имеют идентичную (или мало различающуюся — например, детекторы края и полосы) пространственную организацию, но различаются по величине и, следовательно, настроены на разные частоты. В соответствии с гипотезой кусочного Фурье-анализа (модель *2*) РП имеют одинаковую величину, но отличаются по пространственной

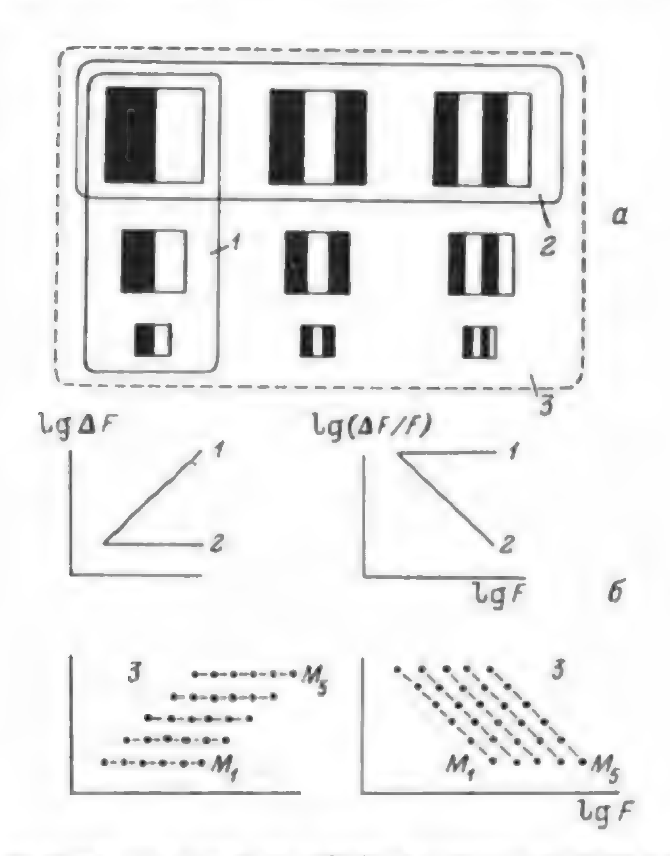


Рис. 40. Схема трех типов систем обработки зрительных сигналов в стриарной коре [по: Глезер и др., 1989]

а — РП в плане; *1* — система из РП разного размера с одинаковым числом субполей, *2* — РП одного размера с разным числом субполей (модуль), *3* — система из нескольких модулей разного размера. *б* — зависимость абсолютной ΔF и относительной $\Delta F/F$ ширины полосы пропускания от оптимальной частоты F для трех систем. M_1 ... M_5 — модули

организации; различные нейроны имеют разное число периодов в весовой функции и, следовательно, также настроены на разные ПЧ.

Схема на рис. 40 дает также предсказания зависимости абсолютной ΔF и относительной $\Delta F/F$ ширины полосы пропускания от оптимальной частоты F для обеих гипотез. Эти зависимости предсказываются теорией линейных фильтров (см. рис. 32 и формулу к нему). Согласно детекторной гипотезе (модель *1*), ΔF прямо пропорциональна F, а $\Delta F/F$ не меняется с изменением F. Согласно модели *2*, ΔF не меняется, а $\Delta F/F$ меняется обратно пропорционально (схемы на рис. 40, *б, вверху*).

В работе, специально посвященной сравнению двух гипотез, Куликовский и Видьясагар [Kulikowski, Vidjasagar, 1986] сравнивают эти предсказания с экспериментальными фактами. Однако наши данные, описанные в предыдущем разделе, свидетельствуют о том, что следует рассматривать в случае гипотезы кусочного Фурье-анализа не модель *2*, а модель *3*, состоящую из нескольких модулей. Соответственно предсказания для ΔF и $\Delta F/F$ будут другими (показаны на схеме рис. 40, *б, внизу*). «М» означает модуль, составленный РП одного размера. Внутри модуля отношения те же, что в модели *2*, но общая картина совсем другая. Если рассчитать функции корреляции между шириной полосы и оптимальной частотой, то наклон в случае $\Delta F/F$ ближе к модели *2*, а в случае ΔF — к модели *1*, как видно по линиям регрессии. В соответствии с этими предсказаниями мы действительно получили наклон линии регрессии для $\Delta F/F$, равный —0.93, а для ΔF — + 0.86.

Однако результаты Куликовского и Видьясагара не соответствуют нашим. Они получили наклоны как для ΔF, так и для $\Delta F/F$, соответствующие модели *1*.

Различия между их результатами и нашими можно объяснить следующим образом. Мы изучали нейроны стриарной коры кошки при эксцентриситете 0—6 или 0—1°. Для кошки это центральная часть поля зрения — area centralis. Куликовский и Видьясагар исследовали нейроны в стриарной коре обезьяны при эксцентриситете примерно *5°*, что для приматов является периферией, так как у них fovea имеет размер всего 1.3°. Предположим, что на периферии число гармоник в модуле меньше, чем на периферии. Такое предположение вполне оправданно. Нетрудно убедиться, что мы хуже видим периферией не только потому, что там меньше острота зрения. Если поставить перед глазами стекла, вызывающие размазывание изображения до остроты зрения, соответствующей заданному эксцентриситету, то окажется, что при этом мы видим форму более отчетливо, чем при этом эксцентриситете. Психофизические эксперименты Кемпбелла и Шелепина [1987] свидетельствуют о том, что у человека при эксцентриситете *5°* число гармоник вдвое меньше, чем в центре, и равно двум, в то время как в центре — четырем (см. ниже). Если принять это предположение, то из схемы рис. 40, *б, внизу*, следует, что на периферии наклон как для абсолютной, так и для относительной ширины полосы пропускания должен соответствовать модели *1*. Однако это псевдосоответствие. Ясно, что

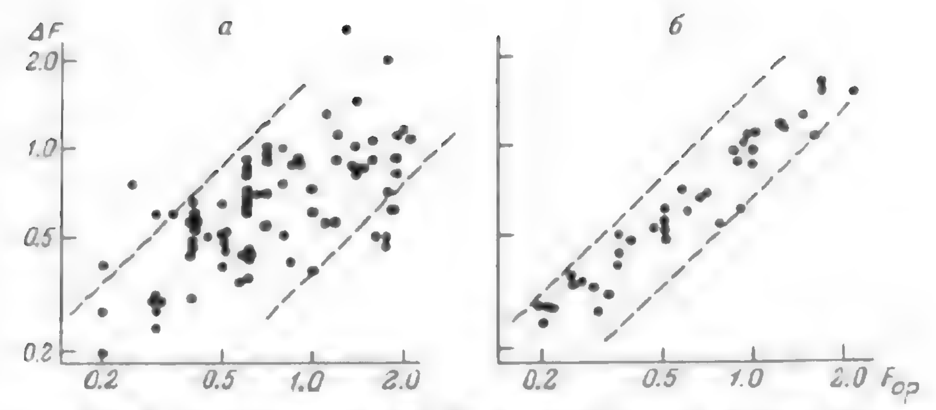


Рис. 41. Зависимость между ΔF и F_{op} по данным Глезера и соавторов [1989], полученным на кошке при эксцентриситете 0—6° (*а*), и по данным Куликовского и Видьясагара [Kulikowski, Vidyasagar, 1986], полученным на обезьяне при эксцентриситете 3.5—5.5° (*б*).

если число гармоник равно единице, то мы имеем дело с детекторной моделью, поскольку форма весовой функции одинакова у всех нейронов. При числе гармоник, равном двум, количественные различия невелики и зависимость ширины полосы от частоты формально соответствует модели *1*.

На рис. 41 показана зависимость абсолютной ширины полосы пропускания от оптимальной частоты, полученной в наших экспериментах (*слева*) и Куликовским и Видьясагаром (*справа*). В соответствии со схемой на рис. 40, *внизу*, расстояние между границами популяции экспериментальных точек (расстояние *по горизонтали между штриховыми линиями*) отражает число гармоник в каждом модуле. Из данных Куликовского и Видьясагара следует, что оно равно двум, из наших — четырем. Таким образом, их данные в сущности подтверждают Фурье-модель.

Итак, исследования ПЧХ подтверждают вывод, сделанный в предыдущем разделе на основании исследования пространственных характеристик. Согласно этому выводу, в модуле в центральной части поля зрения максимальное число гармоник равно четырем.

Однако эти данные еще не позволяют сделать выбор между двумя типами базисных функций: линейным или логарифмическим. Трудность обусловлена еще и тем, что два ряда отличаются только одним членом:

$$1.00,\ 1.41,\ 2.00,\ 3.00,\ 4.00$$
$$1.00,\ 1.41,\ 2.00,\ 2.83,\ 4.00.$$

Подойти к решению проблемы можно с помощью такого пространственно-частотного параметра, как ширина полосы пропускания ПЧХ в октавах:

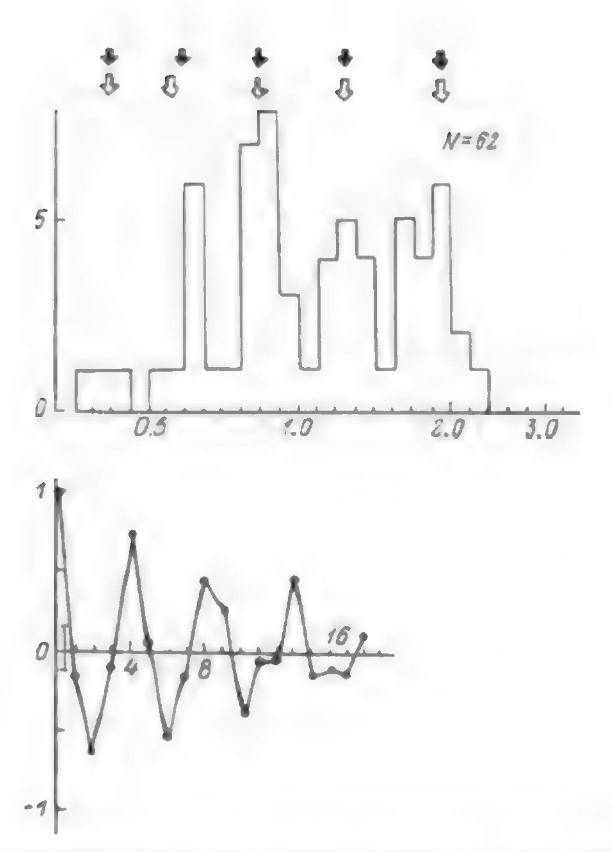


Рис. 43. Распределение ширины полосы пропускания, окт, у простых нейронов [по: Глезер и др., 1990].

Внизу — автокорреляционная функция; остальные объяснения в тексте.

Статистический анализ мультимодального распределения позволил выбрать между двумя гипотезами о типах базисных функций. Данные говорят в пользу лог-частотного Фурье-анализа. Уже простое рассмотрение дискретного распределения на рис. 43 свидетельствует о том, что в пике, который соответствует четвертому члену ряда (3.00 или 2.83), *черная стрелка*, принадлежащая логарифмическому ряду, приходится точно на пик в отличие от *белой стрелки* (линейный ряд). Об этом же говорит и высокозначимая статистически автокорреляционная функция с периодом в $^1/_2$ окт, что соответствует лог-ряду.

Наконец, на рис. 44 показана зависимость экспериментальных величин $\Delta F_{окт}$ от предсказанных. С высокой степенью достоверности принимается лог-частотная гипотеза и отвергается линейная.

Один из главных аргументов Куликовского и Вильясагара против концепции кусочного Фурье-разложения состоял в том, что оптимальные частоты нейронов не соотносятся гармонически. Авторы

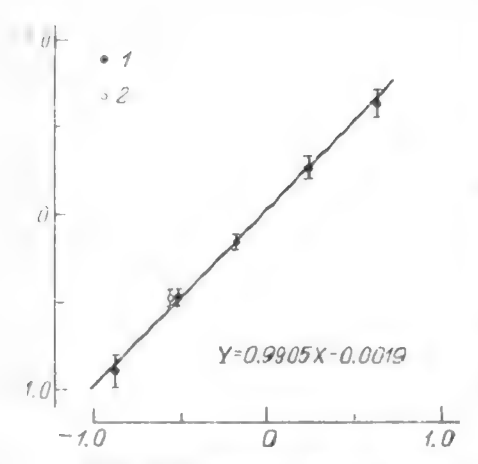


Рис. 44. Сопоставление экспериментальных значений $\Delta F_{окт}$ (*по оси ординат*) с предсказанными лог-частотного (*1*) и линейного (*2*) Фурье-анализа (*по оси абсцисс*).

Черточки — 95%-е доверительные интервалы.

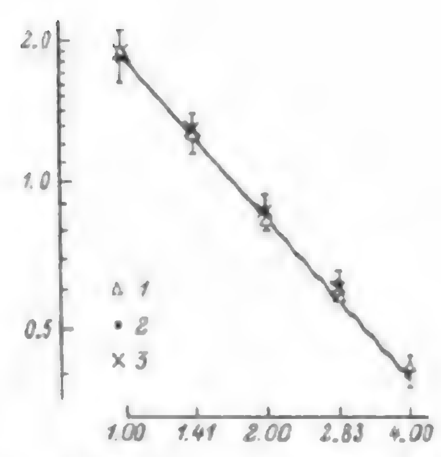


Рис. 45. Зависимость между $\Delta F_{окт}$ и гармониками модуля.

1 — предсказанные значения $\Delta F_{окт}$, *2* — экспериментальные средние их, *3* — экспериментальные медианы пиков.

ссылаются на работу Томпсона и Толхерста [Thompson, Tolhurst, 1980], которые нашли, что оптимальные ПЧ соседних клеток находятся в отношении 1.00 : 1.40 : 2.00. Но этот результат в действительности свидетельствует в пользу Фурье-теории (или, вернее, ее варианта — локального лог-частотного анализа).

Исследование такого чувствительного параметра, как $\Delta F_{окт}$, дает еще одно сильное доказательство в пользу концепции кусочного Фурье-анализа. В теоретической работе Даугмана [Daugman, 1988] утверждается, что в случае существования базисных функций слишком сильные ограничения должны быть наложены на зрительную систему. Во-первых, элементарные функции должны вписываться в окошко одного размера. Согласно нашей модели, это действительно так, только существует несколько окошек разной величины. Во-вторых, $\Delta F_{окт}$ должны быть обратно пропорциональны оптимальным частотам. Это действительно так, о чем свидетельствуют $\Delta F_{окт}$ (рис. 45), вычисленные теоретически из формул (1) и (2), а также полученные в эксперименте средние и медианы пиков в мультимодальном распределении; $\Delta F_{окт}$ отложены относительно гармоник модуля, т. е. относительно оптимальных частот в модуле, независимо от размера его РП. Согласно модели модулей, частота должна измеряться не в циклах/град, а циклах/модуль.

В этой главе ставится вопрос о том, достаточно ли многопериодных нейронов для выполнения Фурье-анализа. Такой вопрос может быть поставлен в связи с тем, что по ответам на полосы относительное число многопериодных нейронов мало. Однако, если

судить по распределению $\Delta F_{окт}$, последние составляют почти половину всех нейронов. Метод кондиционирования показывает, что действительное число периодов в весовой функции соответствует предсказанию ширины полосы пропускания в октавах (см. рис. 28).

7. КУСОЧНЫЙ ФУРЬЕ-АНАЛИЗ КАК ОПТИМАЛЬНАЯ СИСТЕМА ПРЕДОБРАБОТКИ СИГНАЛОВ В ЗРИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЕ. МОДЕЛЬ МОДУЛЕЙ И КВАНТОВАЯ ТЕОРИЯ ИНФОРМАЦИИ

Какой метод предобработки зрительных изображений наиболее выгоден как с точки зрения теории информации (передачи сигналов самым оптимальным путем), так и с точки зрения наиболее выгодного представления информации с ее последующим использованием для основных задач, выполняемых зрительной системой (инвариантного описания зрительных образов, конкретного описания предметов и описания пространственных отношений)?

Согласно теории информации [Brillouin, 1960], сигналы могут быть описаны тремя методами: методом отсчетов Шеннона, рядом Фурье и методом информационных ячеек Габора, — для простоты показанными для одномерного случая (рис. 46), т. е. вместо двумерной сетчатки рассматривается линейка рецепторов.

Пусть на плоскости F, D, где F — ПЧ, а D — расстояние (вырожденное пространство в одном измерении, как мы приняли выше), существует прямоугольник $F_{M}d$, который описывает сигнал или набор фильтров, служащих для описания сигнала, локализованного на участке d. Согласно теореме Котельникова—Найквиста, если спектр сигнала не содержит частот выше F_{M}, то сигнал на промежутке d может быть полностью описан значениями, заданными через промежутки d_N, равные $^1/_2\ F_{M}$. Согласно методу отсчетов Шеннона, на плоскости F, D в прямоугольнике $F_{M}d$ существуют вертикальные ячейки, в каждой из которых значение сигнала задается спектром вдоль оси F (рис. 46, *а*). Сигнал, или набор фильтров, его представляющих, может быть описан так, как показано на рис. 46, *б*, в виде ряда Фурье. Для рассматриваемого нами случая это по

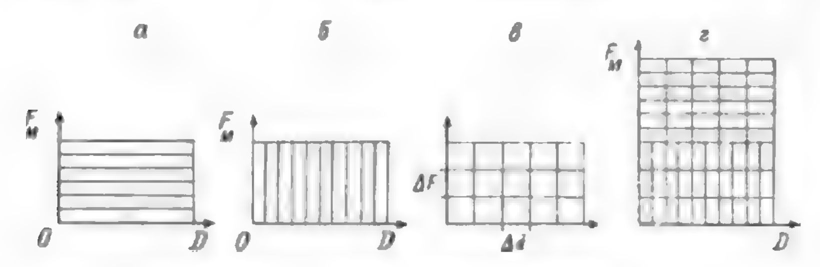


Рис. 46. Схема возможных методов описания сигналов.

а — метод отсчетов Шеннона, *б* — глобальный Фурье-анализ, *в* — метод информационных ячеек Габора, *г* — распространение метода Габора на модель модулей.

существу глобальный Фурье-анализ, осуществляемый на всем диапазоне сигнала.

Габор [Gabor, 1946] предложил разбить прямоугольник на ячейки, площадь которых равна $\Delta F \Delta d$. По существу это аналогично переходу к кусочному Фурье-анализу. Минимальная площадь, которая может быть занята такой ячейкой, была названа логоном информации. Важна лишь площадь ячейки, но не ее форма, т. е. произведение $\Delta F \Delta d$ должно быть константой. Собственно говоря, это вытекает из свойств системы линейных ортогональных базисных функций.

Иными словами, должен действовать принцип неопределенности. Принцип неопределенности Гейзенберга является одним из фундаментальных законов естествознания: координата и импульс элементарной частицы не могут быть точно определены одновременно; произведение этих параметров, отражающих корпускулярную и волновую природу частицы, не может быть меньше постоянной Планка.

Квантовая теория передачи информации Габора — распространение этого принципа на передачу сигналов. Неточность описания сигналов по пространству соотносится с неточностью описания по частоте по принципу неопределенности.

Экспериментальные исследования показывают, что принцип неопределенности действительно выполняется в зрительной системе. Как уже указывалось выше, произведение ширины полосы пропускания ПЧХ нейрона на размер РП — константа. Наклон зависимости $\lg \Delta F$ от $\lg D$ равен —1 (рис. 47, *а*). Правда, разброс данных в этом случае довольно велик ($r = -0.44$), но это следует объяснить тем, что у многих нейронов размер РП, определенный с помощью светлой и темной полос, занижен, поскольку у части нейронов все субзоны этим методом не выявляются. Внесем поправку на размер РП следующим образом. Для тех нейронов, у которых размер РП меньше, чем предсказывает теория по ширине полосы пропускания, увеличим размер РП так, чтобы привести в соответствие число субзон в нем (или индекс сложности) с шириной полосы пропускания, которая, как было показано выше, может принимать ряд дискретных значений, соответствующих гармоникам базиса (см. рис. 42, 43 и объяснения к ним). После такого пересчета (примерно у 50% нейронов) наклон остается тем же, но коэффициент корреляции существенно увеличивается до —0.9 (рис. 47, *б*). Габор показал, что «логон» имеет наименьшую площадь, если каждая ячейка образована двумя элементами: синусоидой и косинусоидой, промодулированными гауссианом. Из рис. 46, *в* следует, что метод информационных ячеек Габора — не что иное, как кусочный Фурье-анализ. Действительно, каждый участок Δd — интервал, на котором производится спектральный анализ. В каждой ячейке два элемента Габора: четный и нечетный; их частота увеличивается по вертикали, центральные частоты при этом находятся в гармонических соотношениях.

В реальной зрительной системе, которую мы исследуем, положение дел можно объяснить следующей схемой (рис. 46, *г*), которая

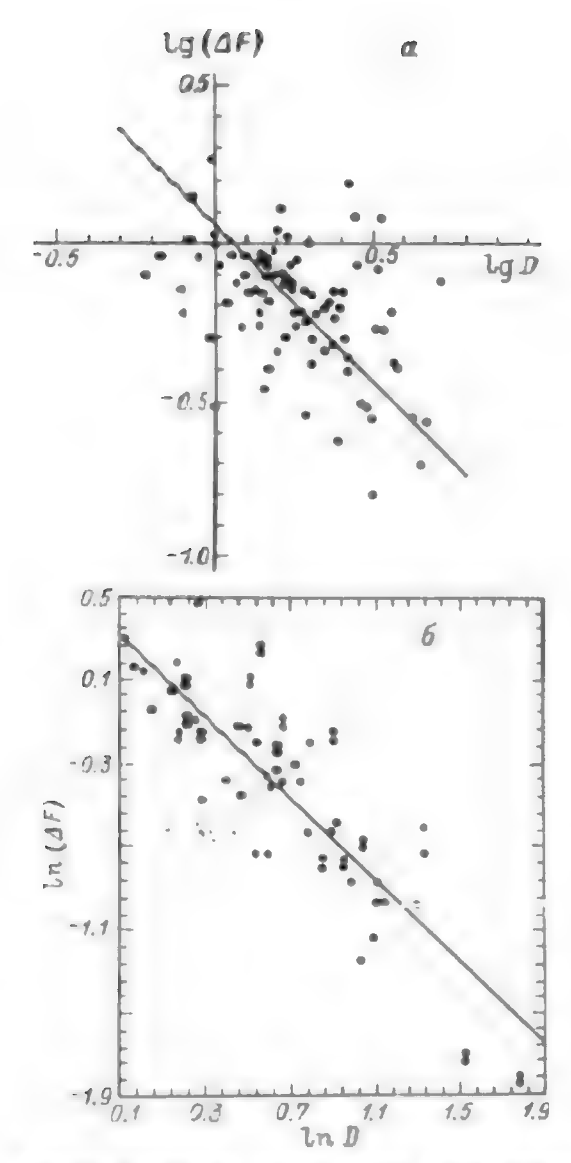


Рис. 47. Зависимость абсолютной ширины полосы пропускания от размера РП D.

а — D определено с помощью линз (см. рис. 22, *а*) (по Глезер и др., 1986); *б* — D скорригировано по $\Delta F_{опт}$ (объяснение в тексте).

является не чем иным, как моделью модулей (ср. с рис. 42). На один и тот же участок пространства наложены ячейки разного размера. С уменьшением Δd увеличивается соответственно ΔF, но так, что площадь ячейки не меняется — выполняется принцип не-

определенности. В модели Габора в каждой ячейке предусмотрено существование двух элементов: четного и нечетного (sin — cos). Однако нами показано существование нейронов, которые обычно относят к простым, но которые вернее назвать сложными нейронами с неполным перекрытием on—off-зон (см. гл. II, 7). Это позволяет предположить, что ячейка содержит кроме линейных четного и нечетного элементов еще два нелинейных элемента, непосредственно измеряющих контраст и фазу.

В работе Поллена и Роннера [Pollen, Rönner, 1981], подтвержденной впоследствии нами [Глезер и др., 1988], было показано, что в лежащих рядом парах нейронов сдвиг по фазе весовой функции равен 90 или 180°. Таким образом, есть основания считать, что в каждой ячейке имеются нейроны, весовые функции которых сдвинуты на 0, 90, 180 и 270°. Как было показано выше, ответы линейных нейронов, весовые функции которых сдвинуты по фазе на 90°, суммируются после полуволнового выпрямления на нелинейных нейронах, которые были названы нами для удобства квазилинейными (см. гл. II, 7). Следовательно, можно предположить, что на каждом из двух нелинейных элементов суммируются после полуволнового выпрямления ответы пар нейронов (0—90 и 180—270°). В результате нелинейные элементы модуля (квазилинейные нейроны) прямо измеряют положительный и отрицательный контрасты (амплитуду) и фазу стимула. Эти параметры определяются номером нейрона и величиной его ответа. Необходимость двух элементов очевидна. Полуволновое выпрямление (см. гл. II, 7), срезая отрицательную часть ответа, не позволяет одним элементом передать сведения о том, положителен или отрицателен сигнал относительно нулевого уровня адаптации. Два элемента позволяют это сделать. При этом одновременно передается фаза, т. е. сведения о том, в каком месте РП модуля находится светлая или темная часть стимула.

Базис, образованный элементами Габора, неортогонален, поскольку интеграл произведения двух членов ряда $G_i(x, y)$ и $G_j(x, y)$ не равен нулю [Daugman, 1988]. Это ведет к тому, что восстановление исходного изображения может быть неточным. Даугман предлагает систему перестраивающихся нейронных сетей для ортогонализации базисных функций. Однако нет никаких доказательств в пользу их существования.

С этим вопросом тесно связан другой. Фурье-преобразование элементов Габора дает более широкие ширины полос пропускания для гармоник, чем те, которые получены в эксперименте, и те, которые предсказаны на основе формул (1) и (2). Приведение в соответствие с экспериментальными результатами может выполняться нелинейными тормозными механизмами вне классической зоны РП, которые служат для сужения ПЧХ и которые обсуждались выше. Хотя пока нет строгих математических доказательств, но можно предположить, что компромисс в сторону ортогонализации создается этими механизмами.

Квантовая теория передачи информации Габора важна не только для создания оптимальной системы «атомов зрительного восприятия»,

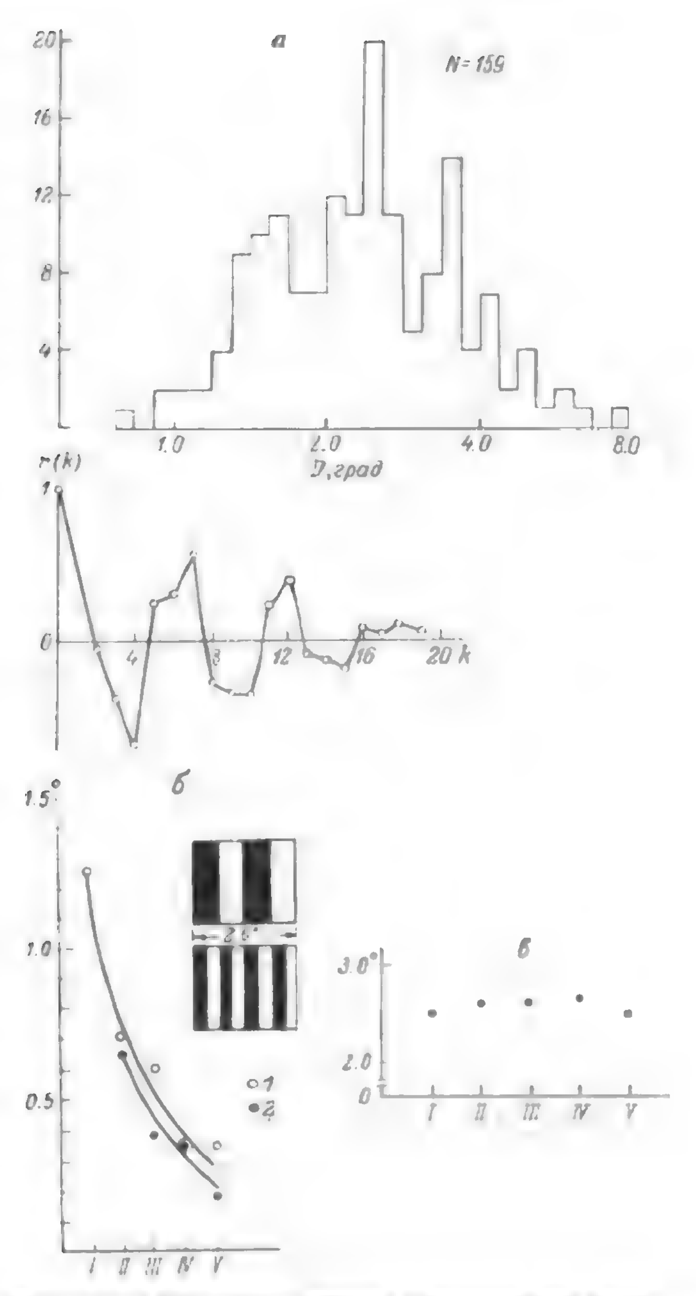


Рис. 48. Величина РП сложных нейронов в стриарной коре кошки.

а — распределение *D* сложных нейронов; *б* — зависимость средней ширины полос (*1*) и интервалов между ними (*2*) от числа полос в оптимальном стимуле (*римские цифры*); *в* — зависимость между размером РП и числом полос в оптимальном стимуле (по: Глезер и др., 1973б).

но и как предпосылка для возникновения механизмов инвариантного описания образов, их конкретизации и для описания пространственных отношений. Действительно, модули, представленные на схеме рис. 46, *в*, *столбиками*, дают одинаковое спектральное описание одного и того же объекта независимо от его величины и положения, если он вписан в модуль соответствующего размера. Номера модулей могут быть использованы как для конкретизации предметов, так и для описания пространственных отношений. Как будет показано далее, есть основания предполагать, что эти предпосылки реализуются в высших отделах зрительной системы.

8. МОДУЛИ И СЛОЖНЫЕ НЕЙРОНЫ

По индексу сложности сложные нейроны не отличаются от простых (см. табл. 1, А; рис. 15): как и у простых, он меняется от 1 до 4. Поэтому есть все основания полагать, что сложные нейроны также вычисляют локальный спектр, но в отличие от простых, которые определяют амплитудно-фазовый спектр, сложные нейроны вычисляют мощностной спектр, поскольку они теряют фазу. Значение этого механизма для передачи зрительных сигналов будет обсуждаться в гл. V.

Здесь же мы обсудим пространственные характеристики нелинейных нейронов. В ранней работе [Глезер и др., 1973а] исследовали сложные нейроны при эксцентриситете 3—5° с помощью стимулов, в которых меняли ширину полос, интервалов между ними и число полос в стимуле. Этот метод позволил выявить не только индекс сложности по числу периодов в ограниченной по размеру решетке, дающей максимальный ответ, но и эффективный размер РП. Оказалось, что при эксцентриситете 3—5° размер РП равен 2.6° (рис. 48). Прямое измерение величин РП при эксцентриситете 0—6° на достаточно большой выборке нейронов подтвердило существование пика на 2.6°, но выявило наличие еще двух добавочных пиков. Расстояние между пиками больше 0.5, и они не совпадают с пиками в распределении простых нейронов. Этот факт, а также то, что число пиков в распределении сложных нейронов меньше, свидетельствуют о несовпадении пространственных сеток модулей простых и сложных нейронов. Этот факт не противоречит представлениям о роли простых и сложных нейронов в описании зрительного сигнала, как это будет показано далее.

Глава IV

МОДЕЛЬ МОДУЛЕЙ: ПСИХОФИЗИЧЕСКИЕ, ПОВЕДЕНЧЕСКИЕ И МОДЕЛЬНЫЕ ДАННЫЕ

1. ПЕРЕДАТОЧНАЯ ФУНКЦИЯ

При изучении зрения широкое распространение получили исследования передаточной функции зрительной системы, отображающей пространственные свойства последней. Передаточной функцией в психофизиологии зрения принято называть количественную характеристику, показывающую зависимость контрастного порога восприятия синусоидальной решетки от ее ПЧ. Сделаем существенную оговорку. Передаточная функция характеризует только спектральные свойства зрения. Между тем описание, создаваемое зрительной корой, по крайней мере на начальных этапах, представляет собой комбинацию локального спектрального анализа и ретинотопического представления, которое не входит в прямом виде в передаточную функцию. Последняя отображает таким образом лишь одну сторону организации проекционной зрительной коры.

Самые ранние представления о механизмах передачи контраста в зрительной системе можно описать одноканальной моделью, согласно которой зрительная система — широкополосный фильтр ПЧ. Его передаточная функция такова, что лучше всего пропускаются частоты около 5 цикл/град, а более низкие и особенно более высокие ослабляются. Экспериментальные данные [Campbell, Robson, 1968; Campbell, 1973] заставили перейти к многоканальной модели, согласно которой пространственно-частотные составляющие распределения яркости воспринимаются отдельными каналами (рис. 49). Видимость сложного стимула по этой модели определяется не локальным контрастом, а контрастом составляющих гармоник.

Рис. 49. Передаточная функция зрительной системы (*1*) и образующие ее фильтры (*2*).

Впервые существование пространственно-частотных каналов в зрительной системе показано в опыте Блэкмора и Кемпбелла (Blakemore, Campbell, 1969). Они нашли, что адаптация к синусоидальной решетке опреде-

ленной частоты вызывает снижение чувствительности только к этой частоте и ее ближайшим окрестностям. Вычитая из передаточной функции зрительной системы ту же функцию, полученную после адаптации к одной частоте, авторы получили ПЧХ канала, настроенного на эту частоту. Ширина полосы пропускания его колеблется, согласно измерениям, сделанным в большом числе работ, от 1.3 до 2.1 окт, но в среднем близка к той же цифре, что получена в опытах на отдельных нейронах: 1.6 окт. Каналы оказались ориентационно-чувствительными (Blakemore, Nachmias, 1971); поэтому можно считать, что соответствующие нейроны локализованы в зрительной коре.

В этой же работе Блэкмор и Кемпбелл пришли к выводу, что число фильтров, образующих передаточную функцию, очень велико. Уменьшая интервал между частотами, к которым адаптировали глаз, до $^1/_{12}$ окт, авторы не получили различий в характеристиках каналов. Этот результат, казалось бы, противоречит представлениям о кусочном Фурье-анализе, согласно которым число фильтров ограничено и они расположены в интервале частот дискретно. На самом деле противоречия нет. Ситуацию можно пояснить схемой (рис. 50). Если адаптирующая частота попадает в промежуток между фильтрами, то их чувствительность в совокупности падает настолько, что при тестировании получаются характеристики квазифильтра, не отличающиеся от таковых истинного фильтра.

Передаточная функция глаза человека явно неоднородна и распадается на две части, существенно различающиеся по ряду характеристик [Tolhurst, 1972; Kulikowski, Tolhurst, 1973]. В области средних и высоких частот (более 4 цикл/град) стационарные и мелькающие решетки на пороге видимости кажутся одинаковыми. Мелькания на пороге незаметны. Чтобы увидеть, что решетка мелькает, надо увеличить ее контраст [Kulikowski, 1971]. В области низких частот, если стимулировать глаз появляющейся и исчезающей решеткой, на пороге сперва видны мелькания, и лишь

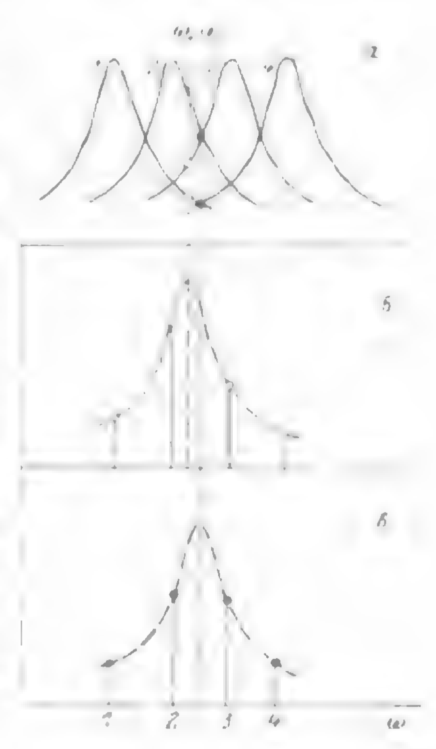


Рис. 50. Возникновение промежуточных фильтров [по: Харкевич, 1962].

а — частотные характеристики реальных фильтров (*1*—*4*); *б* и *в* — двух квазифильтров, выявляемых при стимуляции промежуточными частотами ω_1 и ω_2.

с увеличением контраста становится видна сама решетка. Отсюда сделали вывод [Kulikowski, Tolhurst, 1973], что область средних и высоких ПЧ ответственна за различение пространственной структуры стимула, в то время как низкочастотная область содержит каналы, обнаруживающие мелькания. Считается, что это равнозначно способности выявлять движение. Действительно, Толхерст [Tolhurst, 1972] подтвердил наблюдение Блэкмора и Кемпбелла [Blakemore, Campbell, 1969], согласно которому метод адаптации не обнаруживает каналов с ПЧ менее 3 цикл/град. Однако если вместо стационарных решеток применять движущиеся, то вскрываются каналы, настроенные на более низкие частоты: до 0.66 цикл/град.

Толхерст [Tolhurst, 1972] предположил, что эти данные — психофизическое свидетельство существования в зрении человека фазных и тонических детекторов, или У- и Х-нейронов, аналогичных обнаруженным у кошки и обезьяны. Противопоставляя временные и пространственные характеристики левой и правой частей передаточной функции, сравнивали их со свойствами У- и Х-нейронов. Исследование каналов, составляющих левую часть ПЧХ, вскрывает их низкочастотные свойства по пространству и высокочастотные во времени. Обратная картина наблюдается для правой части. Иными словами, левая часть ПЧХ образована У-нейронами: они фазичны; следовательно, они более быстрые, и поля их больше по величине. Правая же часть образована Х-нейронами: они тоничны, т. е. более медленны, и поля их меньше.

Эта простая схема получила широкое распространение и породила большое число психофизических исследований. Однако она встретила и возражения.

Ленни [Lenny, 1980a] специально изучал возможность отождествления двух психофизически исследованных механизмов с нейронными. В нейрофизиологическом эксперименте он сравнил Х- и Y-нейроны по свойству фазичности и показал, что при пороговых измерениях, т. е. в условиях, сопоставимых с условиями психофизических опытов, затруднительно надежно классифицировать Х- и У-нейроны по этому свойству. Далее автор сравнил ЛП Х- и У-клеток и отметил, что, хотя аксоны У-клеток проводят быстрее, чем Х-клеток, средний ЛП меньше у последних. Эти выводы сильно ослабляют обсуждаемую схему с нейрофизиологической стороны, но и в психофизическом эксперименте Ленни получил результаты, противоречащие ей. Он определял пороги обнаружения неподвижных решеток низкой и высокой ПЧ и пороги обнаружения их движения. Если скорость движения измерять как число периодов ПЧ, проходящих через точку РП в 1 с (т. е. в период/с), то в соответствии с изложенными ранее данными для высокой частоты порог различения движения решетки оказывается больше порога ее обнаружения, для низкой — наоборот. Но если взять в расчет истинную скорость движения решеток (град/с), то оказывается, что независимо от частоты решетки только истинная скорость определяет видение движения. Эта скорость на пороге различения равна 0.4 град/с.

Полученный результат кажется естественным. В огромном числе как психофизических, так и нейрофизиологических работ скорость определяется в периодах в 1 с на том основании, что ведущей для временных характеристик нейрона (или соответствующего ему механизма в психофизических измерениях) является якобы частота изменений сигнала в данной точке. На самом деле характеристики ответа, зависящие от скорости, определяются не одной точкой, а пространственным соотношением точек. Весовая функция, рассчитанная из АФХ, со скоростью движения в широких пределах не меняется (см рис. 10). Следовательно, более адекватно учитывать скорость в градусах в 1 с.

В другом психофизическом эксперименте Ленни показал, что как низко-, так и высокочастотные пространственные механизмы одинаково хороши для различения форм. Все эти данные свидетельствуют о том, что разницу между ветвями передаточной функции нельзя объяснить Х- и У-классами нейронов.

Однако различия между ветвями кривой передаточной функции действительно существуют. Первое состоит в следующем. В правой спадающей ветви кривой число градаций контраста, которое можно передать на данной частоте, тем меньше, чем больше частота [Georgeson, Sullivan, 1975]. В левой ветви число передаваемых градаций велико. Второе различие недавно получено при исследовании зависимости латентности ВП от ПЧ решетки. Хорошо известно, что ЛП потенциала растет с увеличением ПЧ решетки, которая является стимулом [Parker, Sulzen, 1977; Vassilev, Strashimirov, 1979]. Уточнение этой зависимости [Митов, 1983; Зислина и др., 1984] показало, однако, что повышение частоты до 5 цикл/град вызывает небольшие изменения ЛП и лишь после достижения этой частоты они начинают значительно увеличиваться. Эти факты можно объяснить, если допустить, что низкочастотные решетчатые фильтры образованы неперестраивающимися РП, а средне- и высокочастотные — перестраивающимися. Это объяснение станет понятным из последующего обсуждения. Рассмотрим, каким образом передаточная функция зрительной системы определяется геометрией соединения полей НКТ на корковых нейронах.

В психофизических опытах показано [Graham et al., 1978], что зрительная система при данном эксцентриситете содержит каналы, отвечающие на широкий диапазон ПЧ. Размер круглых полей НКТ, идущих на образование корковых полей, варьирует довольно широко в зависимости от эксцентриситета, но при данном эксцентриситете диаметр РП Х-нейронов меняется мало, и его можно считать постоянным [Sanderson, 1971]. Таким образом, мы должны объяснить изменения разрешающей способности зрения с помощью корковых полей, настроенных на разные частоты, но составленных полями НКТ одной величины.

У человека величина центральной зоны суммации в круглом РП около 6' [Глезер, 1959, 1965]. Рассмотрим нейрофизиологическую модель конструкции коркового РП, составленного из таких субполей, центральные зоны которых лежат рядом (впритык). Такое поле

окажется настроенным на частоту 5 цикл/град. Другие корковые поля могут быть настроены на более низкие частоты за счет того, что центры субполей, образующих одно корковое поле, раздвинуты на разное расстояние, но сами субполя всегда одинакового размера. Поэтому корковые поля, настроенные на частоты более низкие, чем 5 цикл/град, дадут меньший ответ, так как между краями центральных зон субполей находятся промежутки, заполненные периферическими тормозными зонами субполей. Вследствие этого ответ такого поля на свою оптимальную частоту окажется меньшим, чем настроенного на 5 цикл/град. Таким образом, модель объясняет, почему в левой ветви передаточной функции чувствительность снижается с уменьшением ПЧ.

Если субполя не перекрываются, то пороги корковых полей должны строго определяться порогами составляющих их субполей. Это означает, что зависимость чувствительности коркового поля от ПЧ должна идти параллельно таковой подкоркового поля. Эксперимент Кинг-Смита и Куликовского [King-Smith, Kulikowski, 1981] подтверждает эти соображения: из данных авторов видно, что левая ветвь передаточной функции параллельна чувствительности детектора линии, т. е. механизма, весовая функция которого описывается разностью двух гауссиан и который отражает функционирование поля НКТ. Иная картина наблюдается в правой ветви кривой передаточной функции. Там чувствительность круто падает с увеличением ПЧ, но зрительная система видит такие высокие частоты, на которые детекторы линии (мы сохраняем терминологию Кинг-Смита и Куликовского) не отвечают.

Приходится предположить, что корковые поля правой ветви передаточной функции составлены субполями меньшего размера. Но данное предположение противоречит тому факту, что как высоко-, так и низкочастотные корковые поля образованы (при фиксированном эксцентриситете) субполями НКТ одного размера. Невозможность получить высокочастотные корковые поля правой ветви передаточной функции, составленные из перекрывающихся субполей того же размера, что и для левой ветви, выявлена и в модельных экспериментах В. М. Бондарко на ЭВМ. Модель коркового поля из перекрывающихся субполей, размер центральных зон которых 6′, пропускала частоты не выше 15 цикл/град, в то время как в фовеа диапазон каналов ПЧ от 3 до 30—50 цикл/град [Blakemore, Campbell, 1969], и только с увеличением эксцентриситета этот диапазон сдвигается в сторону более низких частот.

Чтобы разрешить эти противоречия, следует предположить, что правая ветвь передаточной функции образована корковыми полями, собранными из перестраивающихся субполей НКТ. Хотя при пороговых или малых контрастах размер перестраивающегося поля больше, чем неперестраивающегося, с увеличением контраста стимула центральная зона первого сжимается и становится меньше зоны последнего (см. гл. I). Корковые поля, составленные из таких субполей, приобретут способность пропускать высокие частоты при увеличении контраста стимула (рис. 51). У большинства пере-

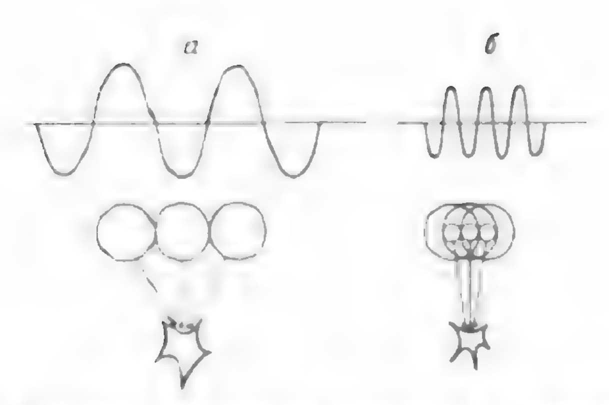


Рис. 51. Образование низкочастотных корковых РП из неперестраивающихся субполей НКТ (*а*) и высокочастотных – из перестраивающихся (*б*)

страивающихся полей НКТ (см. гл. I) весовая функция с ростом контраста становится знакопеременной, что еще более увеличивает возможность передачи высоких частот.

Такая модель объясняет отмеченные выше различия между свойствами правой и левой ветвей передаточной функции. В неперестраивающихся полях увеличение контраста ведет к повышению ответа (см. рис. 6), что позволяет передать большое число градаций яркости. В перестраивающихся полях увеличение контраста способствует тому, что после достижения некоторого значения (оно определяется критической величиной энергии, попадающей в центр поля) поле сжимается. В результате импульсация не достигает тех величин, которые могут быть получены в неперестраивающихся полях. Ограничение импульсации ведет к тому, что при больших частотах число различимых градаций яркости резко снижается — вплоть до того, что при самых высоких частотах наблюдатель различает всего одну градацию. Рассматриваемая модель стыка НКТ и проекционной коры объясняет свойство зрительной системы передавать наибольшее число градаций контраста в области низких частот, а также различия в изменениях латентности ВП при раздражении низкими и высокими ПЧ. Дело в том, что в правой ветви передаточной функции увеличение частоты вызывает перестройку субполей. Чем большее требуется сужение, тем больше времени уходит на этот процесс.

Модель перестройки РП обсуждалась ранее [Зрительное..., 1975]. Вкратце ее можно описать следующим образом. С увеличением контраста возбудительная и тормозная компоненты ответа растут неравномерно. В первые моменты появления стимула в поле преобладает возбудительная компонента, но затем тормозная начинает превалировать. В результате все более вытормаживается периферия поля от краев к центру, а сам центр сужается. Эта модель хорошо объясняет поведение поля при раздражении его пятнами. Но для объяснения сужения поля при действии высокочастотной синусоидальной решетки, модулированной относительно средней фоновой освещенности, ее следует дополнить.

Допустим, что на перестраивающееся РП on-центральной ганглиозной клетки накладывается высокочастотная синусоидальная решетка большого контраста. В первый момент положительный гауссиан вообще не будет возбуждаться. Он линеен, поэтому возбуждение и торможение, вызываемые положительным и отрицательным периодами решетки, суммируясь внутри него, нейтрализуют друг друга. Нелинейный же отрицательный гауссиан будет возбужден в результате действия на него положительных полупериодов решетки, так как он нелинеен. Его возбуждение приведет к увеличению торможения на путях передачи от биполяров на ганглиозную клетку. Соответственно вытормаживание этих путей постепенно распространится к центру поля. В тот момент, когда центральная зона сузится до величины одного положительного полупериода, возникает возбуждение. Таким образом, латентность формирования возбудительного ответа будет тем больше, чем больше ПЧ. В левой ветви передаточной функции работают неперестраивающиеся поля. Латентность их определяется временем формирования возбуждения на стимул соответствующей ПЧ. Здесь не должно быть зависимости ЛП ответа от частоты, что и наблюдалось в экспериментах Д. Митова [1983] и Н. Н. Зислиной с соавторами [1984].

2. ПСИХОФИЗИЧЕСКИЕ И ПОВЕДЕНЧЕСКИЕ СВИДЕТЕЛЬСТВА В ПОЛЬЗУ ПРОСТРАНСТВЕННО-ЧАСТОТНОГО АНАЛИЗА

Какими элементами составлены пространственно-частотные каналы? Первым шагом в направлении решения этого вопроса можно считать работу Сулливана с соавторами [Sullivan et al., 1972]. Если пространственными элементами являются «детекторы полос» (измерители ширины), то адаптация как к решетке, так и к одиночной полосе, ширина которой равна полупериоду частоты решетки, должна одинаково вызывать специфическое падение чувствительности к этой частоте. Если элементами являются не измерители ширины, а фильтры ПЧ, падение контрастной чувствительности в локальном участке спектра возникает только после адаптации к решетке, но не к одиночной полосе, поскольку спектр последней, если она достаточно узка, содержит в себе практически все видимые частоты. Опыты Сулливана с соавторами показали, что после адаптации к полосе наблюдается равномерное падение чувствительности по всем частотам; следовательно, пространственные элементы, составляющие каналы, — фильтры ПЧ, а не измерители ширины.

Аналогичный вывод позволили сделать поведенческие эксперименты. Исследовали перенос условного рефлекса, выработанного на решетку, на одну полосу [Праздникова, Глезер, 1983]. Эти стимулы представляют собой удобную модель для обсуждения механизмов различения сложных зрительных сигналов. Во-первых, их спектры хорошо известны; следовательно, их легко сопоставить. Во-вторых, несмотря на внешнюю схожесть одной полосы и решетки,

составленной из нескольких таких полос, спектры их достаточно разные. Кроме того, характер стимулов таков, что они различаются именно по спектральным признакам и в малой мере или совсем не затрагивают ретинотопических признаков, т. е. можно считать, что они адресуются к одному модулю (вернее, к группе однотипно работающих модулей). Работа проведена условнорефлекторным методом на собаках. У каждой собаки вырабатывали положительную реакцию на решетку одной ПЧ, решетки других частот были отрицательными. Положительным стимулом для каждой собаки была своя частота, так что в целом был охвачен весь диапазон видимых частот.

У одной из собак вырабатывали условный рефлекс на решетку с частотой 1 цикл/град (рис. 52, *а*) (эта частота занимает среднее положение в диапазоне частот, видимых глазом собаки). Можно с некоторым упрощением принять, что кривая *1* ошибочных ответов при предъявлении дифференцировочных стимулов — решеток с более низкой и более высокой частотой — отображает свойства одного ПЧФ зрительной системы собаки, поскольку частоты, лежащие внутри полосы пропускания фильтра, им не различаются. Ширина полосы пропускания — около 1 окт — оказалась близкой к тому, что получено в нейрофизиологических и психофизиологических экспериментах. Таким образом, положительный стимул возбуждает нейрон или группу нейронов, РП которых имеет ПЧХ, отображаемые кривой *1* на рис. 52, *а*. На схеме рис. 52, *б* показаны частотная характеристика этого среднечастотного фильтра, приобревшего в результате обучения положительное значение, и характеристики двух других отрицательных фильтров: более низкочастотного и более высокочастотного. На той же схеме показаны спектры одиночных полос: широкой, средней и узкой, — из которых составлены соответственно низко-, средне- и высокочастотные решетки. Из соотношения спектров одиночных полос и фильтров можно предсказать, какой будет ответ на полосы разной ширины после того, как собака обучится дифференцированию решеток. (Отметим попутно, что в спектрах решеток были постоянные составляющие, но так как они одинаковы для всех решеток, то информация о них иррелевантна для образования дифференцировок). При показе самой широкой полосы будет возбужден только низкочастотный фильтр, вызывающий отрицательную реакцию. При одновременном предъявлении широкой и средней полос животное выберет среднюю, поскольку спектр ее перекрывает область положительного фильтра. Выбор будет более затруднен при показе средней и узкой полос, поскольку спектр последней покрывает весь диапазон.

Результат эксперимента с предъявлением одиночных полос (рис. 52, *а*, *г*) совпадает с этими предсказаниями. Покажем, что это совпадение не только качественное, но и количественное. Перенесем на схему (рис. 52, *в*, *I*) тот же среднечастотный фильтр, что получен в опыте (рис. 52, *а*). Кроме того, на схеме показаны первые положительные лепестки спектральных характеристик полос разной ширины (рис. 52, *в*, *II*) (отрицательных лепестков здесь нет; они характеризуют частоты, сдвинутые по фазе, и поэтому их можно

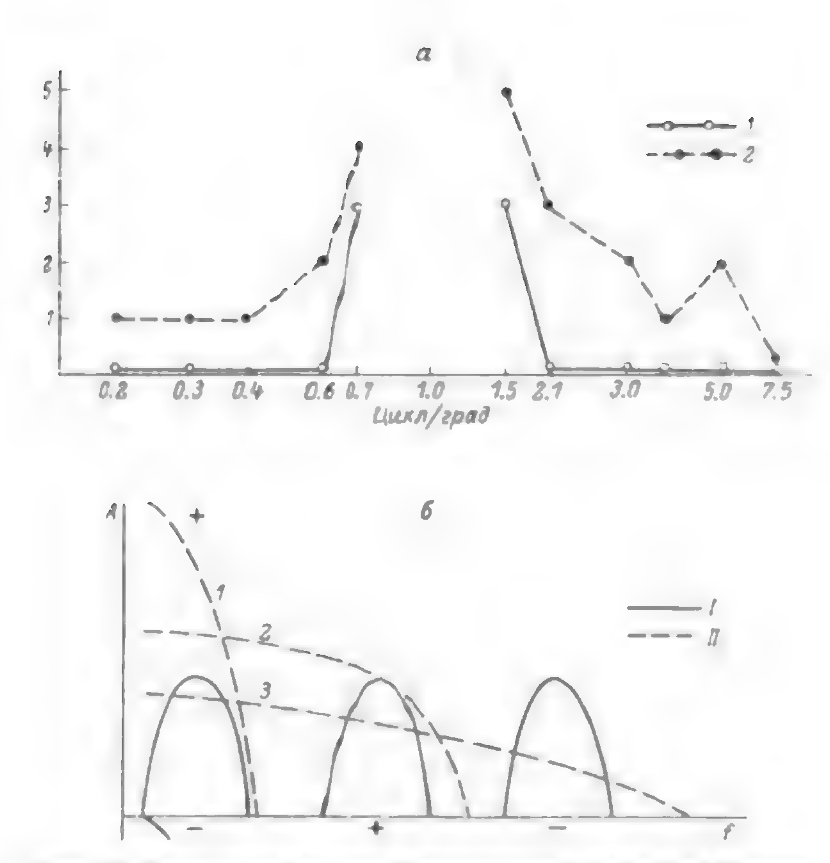
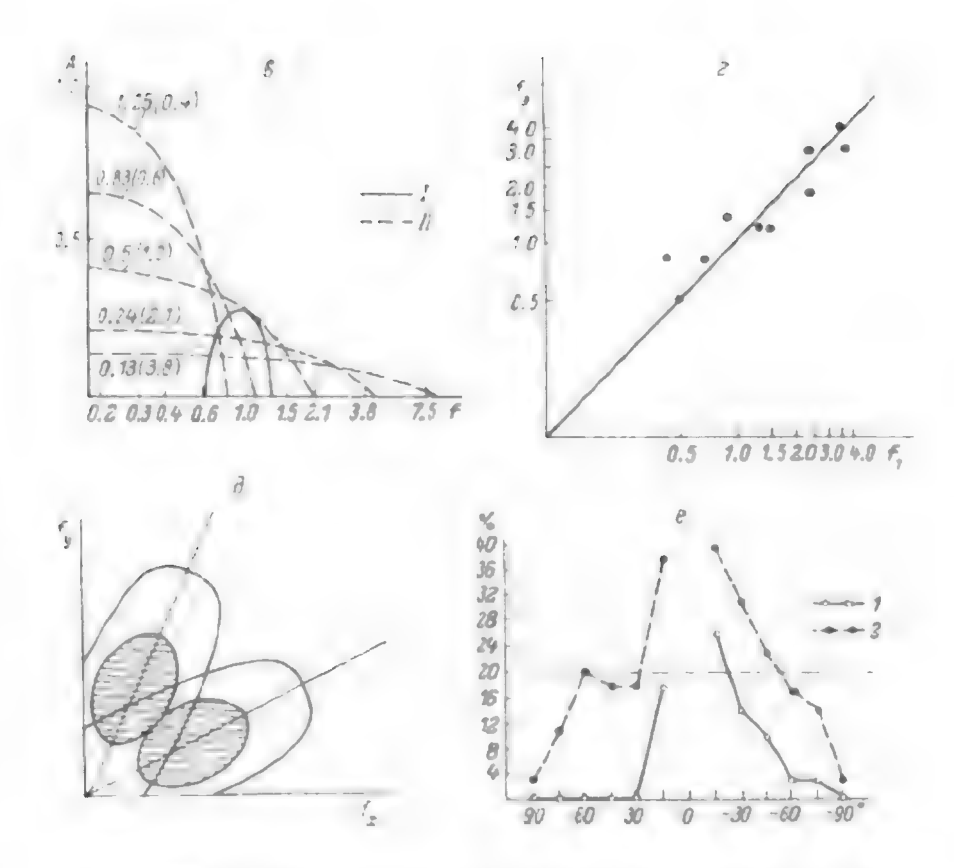


Рис. 52. Исследование зрительной генерализации у собак [по Праздникова, Глезер, 1983].

а — зависимость числа ошибочных ответов от ПЧ решеток после выработки условного рефлекса на решетку с частотой 1.0 цикл/град (*1*) и перенос условного рефлекса, выработанного на решетку, на полосы разной ширины (*2*); *по оси абсцисс* — ПЧ решеток (ширина одиночной полосы равна полупериоду частоты решетки), *по оси ординат* — число выборов стимула в пяти пробах; *б* — спектры фильтров — корковых нейронов собаки (*I*) и спектры широкой (*1*), средней (*2*) и узкой (*3*) одиночных полос (*II*); *в* — ПЧХ фильтра, выявленная в эксперименте (*I*), и спектры одиночных полос разной ширины (*II*), цифрами показаны ширина полос, град, и соответствующая ей ПЧ (в скобках), цикл/град; *г* — зависимость между теоретически предсказанными (f_T) и экспериментально получен-



ными (f_2) ПЧ, характеризующими перенос условного рефлекса с решеток на полосы. *д* – двумерная частотная плоскость (f_x, f_y), заштрихованы области, соответствующие двум РП, каждая область характеризует пространственно-частотную и ориентационную настройку своего РП, линиями ограничены области, отражающие двумерные спектральные характеристики полос, ширина которых равна полупериоду центральной частоты соответствующего РП. *е* – перенос условного рефлекса, выработанного на решетки разной ориентации, на линии; по оси абсцисс – ориентация стимула по отношению к ориентации положительной решетки, по оси ординат – ошибочные ответы в пробах с решетками (*1*) и с одиночными полосами (*2*).

не принимать во внимание, как и последующие положительные лепестки, амплитуда которых сравнительно мала). Видно, что с уменьшением ширины полосы спектр ее расползается вправо и все более перекрывает область положительного фильтра.

Рассмотрим опыт, в котором животному предъявляли на выбор две полосы: той же ширины, что и полосы, составляющие положительную решетку, и более широкую. Пока спектр последней не перекроет область положительного фильтра, собака должна воспринимать более широкую полосу как отрицательную. Ошибки в дифференцировании начнутся независимо от частоты решетки, на которую вырабатывался рефлекс, с возникновением перекрытия. Результаты, полученные на всех собаках, у которых, как уже было сказано, вырабатывались условные рефлексы на решетки разной ПЧ, приведены на рис. 52, *г*. *По оси абсцисс* для каждого животного отложена та частота, которая характеризует левую границу того фильтра, на который был образован положительный рефлекс. Границу определяли как проекцию точки, соответствующей вероятности ошибки 20%, на частотную ось. *По оси ординат* отложена частота правой границы спектра (точка пересечения спектральной характеристики с нулем) той полосы, которая также вызывала ошибочный ответ в 20% случаев. Как видим, все экспериментальные точки легли на прямую, проходящую под углом 45°, что свидетельствует о хорошем совпадении эксперимента с теорией. Таким образом, если зрительная система собаки обучена выделять одну узкую спектральную область, то различная реакция на полосы действительно определяется их спектральными свойствами.

В описанных выше экспериментах обсуждались результаты, полученные при применении стимулов в виде полос и решеток разной ПЧ, но одной ориентации. На двумерной частотной плоскости такие стимулы представлены на одной радиальной оси. Обсудим теперь опыты с переносом дифференцирования с решеток на полосы, если дифференцировку вырабатывали на решетки одинаковой частоты, но разной ориентации. Такие решетки на двумерной частотной плоскости одинаково удалены от нуля координат, но на разных радиусах. На схеме (рис. 52, *д*) *заштрихованными овалами* изображены положительный фильтр, возбуждающийся при предъявлении подкрепляемой решетки, и отрицательный. Из схемы ясно, что спектры полос, ширина которых соответствовала ширине полос в решетках, использованных при выработке дифференцировки, в значительной степени перекрывают спектральные области обоих фильтров. Экспериментальные данные (рис. 52, *е*) полностью соответствуют предсказанию теории: при замене решеток на полосы значительно ухудшалась дифференцировка (такое ухудшение трудно было бы ожидать, если бы изображения, на которые вырабатывалась дифференцировка решетки, описывали детекторы ориентации полос).

Однако эти эксперименты (как психофизические, так и поведенческие) еще не отвечают на вопрос, какова конструкция элементов, составляющих пространственно-частотные каналы. Были предприняты попытки выяснить это. В одном из первых исследований

[Kulikowski, King-Smith, 1973] применен был метод подпороговой суммации. Мы остановимся на нем подробнее, поскольку результаты и сам метод важны для последующего обсуждения. Кинг-Смит и Куликовский измеряли порог обнаружения линии, затем ту же линию предъявляли на фоне синусоидальной решетки с подпороговым контрастом. В зависимости от частоты решетки порог обнаружения линии мог снизиться. Эта зависимость интерпретировалась как чувствительность детектора линии (т. е. пространственного элемента, обнаруживающего линию) к разным ПЧ. Смысл этого опыта в следующем.

Если фоновая подпороговая решетка содержит частоты, на которые реагирует детектор линии, то она уменьшит порог на линию в соответствии с весом спектральных составляющих в ПЧХ этого детектора. Например, порог обнаружения линии шириной 1.5′ уменьшается, если предъявлять ее на фоне решетки 5 цикл/град, но на порог не влияет решетка 20 цикл/град (хотя она составлена из линий той же ширины). Следовательно, в ПЧХ детектора линии не содержится спектральной компоненты 20 цикл/град. На пространственном языке это означает, что весовая функция детектора линии широка и решетка 20 цикл/град не влияет на нее, поскольку ответы на светлые и темные полосы, суммируясь внутри широкого РП, дают нулевой эффект. Из зависимости изменения порога линии от частоты фоновой решетки методом обратного Фурье-преобразования можно рассчитать весовую функцию детектора линии. Оказалось, что весовая функция имеет форму DOGa. Расстояние между точками, где кривая пересекается с нулевой линией, составляет около 6′. Согласно нашим более ранним данным [Глезер, 1959, 1965], зона полной суммации в фовеальной области также равна 6′.

Форма весовой функции была подтверждена при прямых ее измерениях, проведенных следующим образом. Измеряли порог обнаружения тонкой тестовой линии, предъявляющейся между двумя подпороговыми линиями, расположенными на разных расстояниях от нее. Кривая изменений порога хорошо совпала с предсказанной кривой. Обнаружение тестовой линии облегчалось при наличии по бокам от нее подпороговых линий, если расстояние между ними было невелико: так что все три линии попадали в пределы 6′. При увеличении расстояния фланговые линии начинали затруднять обнаружение тестовой линии, при еще большем возрастании расстояния они не оказывали никакого влияния.

Вслед за статьей Кинг-Смита и Куликовского появилось большое число работ, авторы которых склоняются к тому, что единицей пространственного зрения является детектор линии (или полосы), ПЧХ которого довольно широка: 1.3—2.3 окт по данным разных авторов. Так, постулируется существование четырех элементов пространственного зрения в каждой точке сетчатки [Wilson, 1978; Wilson, Bergen, 1979]. Пространственная весовая функция каждого из них имеет форму DOGa; различаются они лишь шириной зоны суммации. Получены они методом, близким к методу Кинг-Смита и Куликовского. Наблюдателю предъявляли стимул из трех полос. Центральная

полоса имела больший контраст, чем боковые. Соотношение контрастов было постоянным; следовательно, при определении порога центральной линии боковые линии оказывали подпороговое влияние. Переменным параметром являлось расстояние a от центральной до боковых полос.

Применяли две формы стимуляции во времени: когда стимул медленно нарастал, спадал и длился около 1 с, предполагали, что он возбуждает преимущественно тонические (sustained) механизмы; когда стимул представлял собой 1 период частоты прямоугольной формы и продолжался 0.125 с, он должен был, по мнению Уилсона и Бергена, действовать на фазные (transient) механизмы. Из зависимости порога обнаружения стимула от a при той или иной временной форме его вычисляли параметры DOGa следующим образом. Ответ отдельного элемента определяли сверткой его весовой функции со стимулом, а реакцию наблюдателя — вероятностной суммацией пространственно перекрытых элементов, на которые попадает стимул. Подборкой параметров, определяющих форму и размеры весовой функции, добивались совпадения теоретических предсказаний модели с полученными результатами. Оказалось, что фазическая весовая функция имеет большие пространственные константы; следовательно, она шире тонической. Мы не будем рассматривать, как были получены еще два пространственных элемента с одинаковой формой DOGa, но другими количественными параметрами.

Этот вывод Уилсона и Бергена может вызвать серьезные возражения. В наших психофизических опытах с измерением зоны пространственной суммации в зависимости от длительности стимула показано, что диаметр зоны суммации тем меньше, чем больше длительность стимула [Глезер, 1966]. Этот результат объяснен временной перестройкой РП — сужением зоны суммации во время действия стимула. Разумеется, что по психофизическим результатам нельзя отдать предпочтение нашему объяснению или Уилсона и Бергена. Но в нейрофизиологических исследованиях НКТ получены аналогичные данные: укорочение длительности стимула вело к увеличению центральной возбудительной зоны РП [Подвигин, 1979]. Этот результат объясняется тем, что постоянная времени формирования тормозного гауссиана больше, чем возбудительного. Поэтому в разные моменты времени от начала действия стимула величина зоны суммации, определяемая разностью гауссианов, неодинакова и уменьшается со временем.

Подводя итог рассмотренным работам, можно сказать, что опыты, в которых основным методическим приемом служит пороговое обнаружение стимула, выявляют существование элемента, весовая функция которого в сечении имеет форму DOGa. Правда, Куликовский и Кинг-Смит в своей исходной статье [Kulikowski, King-Smith, 1973] предполагают существование детекторов не только полос, но и решеток. ПЧХ, полученная измерением порога обнаружения решетки, предъявляемой на фоне подпороговых решеток разной частоты, оказалась очень узкой, поэтому пересчитанная весовая функция имеет форму решетки, т. е. составлена достаточно большим

числом периодов. Однако в последующей статье [King-Smith, Kulikowski, 1975] эти же авторы поставили под сомнение существование таких механизмов. Они показали, что учет вероятностей суммации между элементами в одном канале, т. е. между однородными элементами, распределенными по пространству, объясняет получение узкой настройки при предъявлении нескольких линий. Если измерить вероятность обнаружения одной линии, то можно вычислить, какова будет вероятность обнаружения двух линий при условии, что каждая из них выявляется независимо своим детектором линии. Оказалось, что теоретическое предсказание удовлетворительно совпадает с экспериментальным результатом.

Этот вывод был оспорен [Graham, 1977]. Автор предложила модель, в которой предполагается вероятностная суммация между каналами. Постулируется, что существует вариабельность ответов различных элементов в разных каналах. В одной пробе возбуждается один канал, а в другой — другой. Грэхем показала, что при соответствующем подборе параметров такой моделью, состоящей из однородных узконастроенных элементов (правда, автор не утверждает, что это детекторы решеток), можно количественно объяснить данные, полученные ранее в других работах [Kulikowski, King-Smith, 1973]. Это утверждение было проверено [Wilson, 1978] и отвергнуто на основании экспериментальных результатов. Таким образом, вывод, сделанный ранее из обзора работ, остается в силе: методом порогового обнаружения выявляется только детектор линии, весовая функция которого имеет форму DOGa. Детекторы решетки не выявляются.

Однако, как известно из повседневного опыта, видимость на пороге (например, при слабом лунном освещении) и нормальное зрение существенно различаются. Это побудило нас провести исследования, в которых от наблюдателя требовали не обнаружение стимула, а его опознание [Глезер и др., 1977]. Иными словами, наблюдатель должен был не просто констатировать наличие изменения в поле зрения, но описать появившийся стимул. Наблюдателю предъявляли одну или две параллельные линии разных ориентаций; он должен был указать, сколько было линий и какова их ориентация. Результаты показали, что экспериментально полученная вероятность опознания двух линий значительно выше теоретической, предсказываемой гипотезой, постулирующей независимое обнаружение каждой линии по отдельности (рис. 53).

В другой нашей работе [Бондарко и др., 1983] на одних и тех же наблюдателях сравнивали результаты, полученные в условиях обнаружения и опознания. В первой серии опытов использовали описанный выше метод предъявления трех линий с разным расстоянием между ними. Задачей наблюдателя являлось обнаружение стимула. Был получен тот же результат, что и в цитированных выше работах: весовая функция пространственного элемента имеет форму DOGa (рис. 54). Во второй серии опытов сравнивали результаты, полученные в условиях обнаружения и опознания. Наблюдателям показывали тонкие темные полосы вертикальной ориентации. Число полос, их ширину и расстояние между ними меняли от

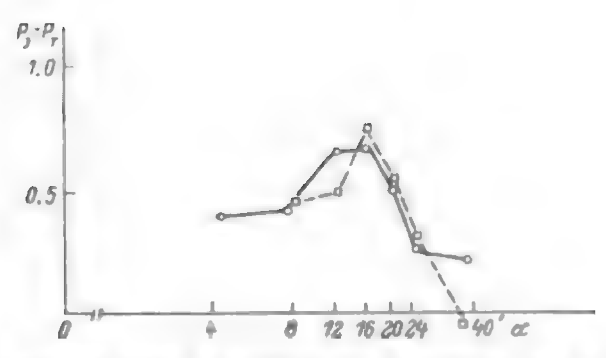


Рис. 53. Разность между экспериментально полученной ($P_э$) и теоретически предсказанной ($P_т$) вероятностью опознания двумя наблюдателями стимула из двух линий при разных расстояниях между ними α [по: Глезер и др., 1977]

предъявления к предъявлению. Использовали метод принудительного выбора. В условиях обнаружения наблюдатель выбирал между решеткой и пустым полем — бланком (рис. 55, *а*, *слева*, *1*), в условиях опознания — между решеткой и равномерно освещенным плато, ширина и энергия которого были равны таковым решетки (*слева*, *2*). В обоих случаях определяли контрастные пороги $\Delta L/L$, но в первом от наблюдателя требовали увидеть любое изменение в поле зрения, во втором он должен был увидеть решетку. В условиях обнаружения увеличение числа линий в стимуле ведет сначала к уменьшению порога, что свидетельствует о существовании зоны суммации диаметром 5—6′ (рис. 55, *а*, *справа*, *1*). При дальнейшем возрастании числа линий порог повышается, поскольку боковые линии начинают раздражать тормозные зоны DOGa. Еще большее увеличение числа линий не влияет на порог. Однако в условиях опознания получился другой результат: у двух наблюдателей порог уменьшался с нарастанием числа линий до 40′, у одного — до 25′, далее он не менялся. Пороги опознания были в 2—3 раза выше, чем пороги обнаружения.

Выводы о различиях, обнаруживаемых при опознании и обнаружении, проверялись Кинг-Смитом и Куликовским [King-Smith, Kulikowski, 1981]. Они пишут, что их «...исследование было стимулировано работой Глезера с соавторами (1977), которые нашли, что вероятность распознавания стимула из двух линий была выше, чем это предсказывает гипотеза о независимых локальных механизмах, обнаруживающих отдельные линии. Глезер с соавторами заключают, что стимулы из двух линий детектируются остро настроенными детекторами решеток, а не детекторами линий» [Ibid. P. 236]. Важно подчеркнуть, что узконастроенные фильтры появляются в случае опознания. Это соответствует модели модулей. Для обнаружения достаточно одной гармоники (первой или второй) с широкой полосой пропускания. Для опознания требуются высокие узконастроенные гармоники.

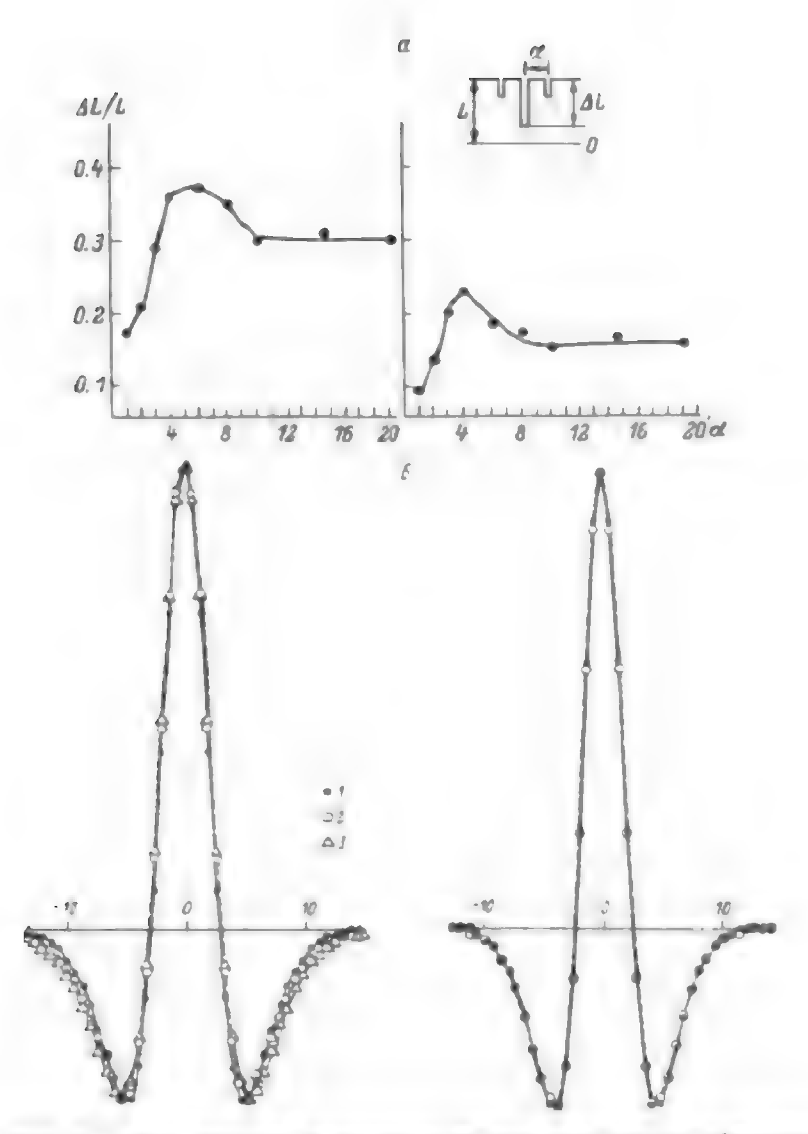


Рис. 54. Весовая функция пространственного элемента в условиях обнаружения двумя наблюдателями стимула [по: Бондарко и др., 1983]

а — зависимость порога обнаружения $\Delta L/L$ от расстояния l между центральной и боковыми зонами стимула (см. вставку); *б* — форма весовой функции, рассчитанная без учета вероятностной суммации (*1*) и с учетом при разных параметрах ее (*2*, *3*).

Кинг-Смит и Куликовский [Ibid.], воспроизведя условия нашего эксперимента, подтвердили его фактический результат. Они показали, что их модель дает хорошее предсказание для обнаружения двух линий, однако вероятность опознания стимула из двух линий

Рис. 55. Пространственные элементы обнаружения и опознания [по: Бондарко и др., 1983].

а — зависимость порогов обнаружения (*1*) и опознания (*2*) у трех наблюдателей от числа полос в стимуле; *вверху* показаны формы применявшихся стимулов. *б* — зависимость между порогом опознания $\Delta L/L$ и шириной решетки, угл. мин, для решеток разной ПЧ (цифры у кривых, цикл/град) у двух наблюдателей.

достоверно выше, чем предсказывается моделью. Чтобы сохранить свою модель, Кинг-Смит и Куликовский допускают существование бидетекторов, т. е. детекторов, отвечающих одновременно на две линии. Но бидетектор — не детектор линий; скорее это детектор решетки, составленной двумя периодами.

3. ПСИХОФИЗИЧЕСКИЕ, ПОВЕДЕНЧЕСКИЕ И МОДЕЛЬНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ЗРИТЕЛЬНЫХ МОДУЛЕЙ КАК ФУРЬЕ-АНАЛИЗАТОРОВ С ОГРАНИЧЕННЫМ ЧИСЛОМ ГАРМОНИК

Модули стриарной коры (организация и роль модулей престриарной коры будут обсуждаться ниже) не участвуют в процессе принятия решения. Они лишь поставляют информацию для механизмов высшего уровня в виде простых признаков. Согласно предложенной ранее терминологии [Глезер, 1966], простые признаки выделяются врожденными механизмами модулей в виде спектральных коэффициентов, в то время как сложные признаки, производящие принятие решения, формируются в результате обучения из простых. Однако опыты, в которых принимается решение об изображении или его параметрах, позволяют судить об организации модуля.

Для опознания образа требуется очень экономичное пространственно-частотное описание. Гинсбург [Ginsburg, 1976] изучал, как влияет на опознание индивидуальных лиц отфильтровывание из изображений высоких частот. Оказалось, что для узнавания лица достаточно 3—4 нижних гармоник. Этот результат неудивителен, ибо система образов очень обеднена информационно: в ней хранится всего несколько тысяч образов [Глезер, Цуккерман, 1961]. В самом полном алфавите образ описывается всего 10—12 двоичными единицами информации. Очевидно, это возможно только потому, что сложные признаки очень вырождены, что и достигается низкочастотностью описания. Это не абсолютная низкочастотность: речь идет о низких частотах по отношению к 1-й гармонике, период которой соответствует размеру изображения. Опыты Гинсбурга могут вызвать возражения. Если лица знакомы, то их можно узнать по очень грубым признакам (в житейском понимании этого термина). Например, тип прически или отсутствие шевелюры может быть характерным признаком данного индивидуума.

Кроме того, известно, что лица опознаются специальным отделом коры, в котором могут быть специфические механизмы опознания. Поэтому мы провели аналогичные опыты с полутоновыми фотографиями обычных предметов (рис. 56, *а—в*). В изображениях были отфильтрованы в разной степени высокие частоты. В отличие от опытов Гинсбурга, в которых фотографии лиц показывали неограниченное время, в наших опытах изображения предъявляли на разное время с последующим стиранием (маскировкой). Величина предъявляемых изображений несколько варьировала, в среднем равняясь 8°, что дает 1-ю гармонику:

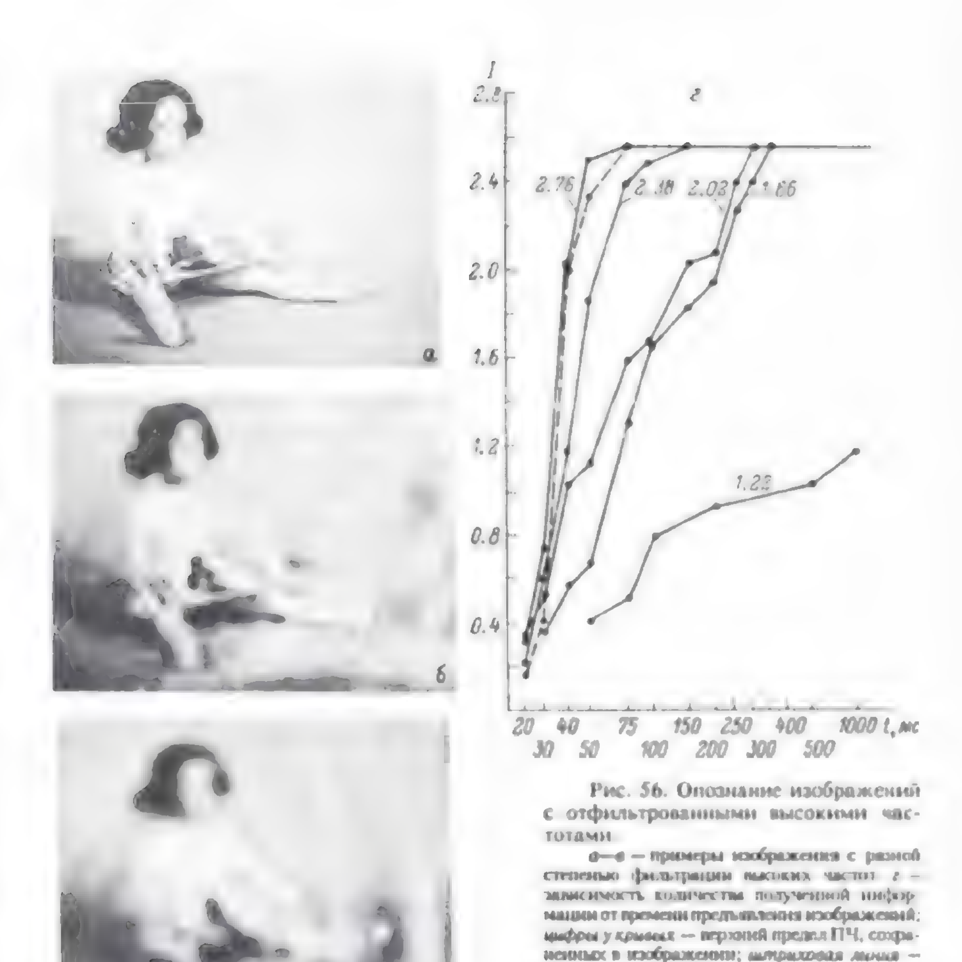


Рис. 56. Опознание изображений с отфильтрованными высокими частотами

а—в — примеры изображения с разной степенью фильтрации высоких частот; *г* — зависимость количества полученной информации от времени предъявления изображений; *цифры у кривых* — верхний предел ПЧ, сохраненных в изображении; *штриховая линия* — норма

0.125 цикл/град. Оказалось, что при неограниченном времени предъявления изображений предметов, часто встречающихся (без ограничения выбора), наблюдатель безошибочно узнает объект, если в изображении убраны частоты выше 0.5—0.6 цикл/град, т. е. для опознания достаточно 4—5 гармоник.

Дело именно в гармонике, т. е. в относительной, а не в абсолютной частоте, так как можно рассматривать изображения с разных расстояний, и предмет всегда будет опознан, если в нем сохранены частоты до 4—5 гармоник (разумеется, расстояние должно быть таким, чтобы эти частоты были видны). Полученный результат свидетельствует в пользу предположения, согласно которому образы описываются модулями. Для каждого изображения подыскивается модуль соответствующего размера. 1-я и последующие 2—3 гармоники определяются размером модуля. Аналогичные опыты были проведены Е. Д. Борисовой с цифрами, на опознание которых человек хорошо на-

тренирован в жизни. Размер цифр 0.6 × 1', и опознавались они с вероятностью 100%, если были отфильтрованы высокие частоты до 1.66 цикл/град (рис. 56, *г*). Таким образом, и здесь для узнавания оказалось достаточно первых 2—3 гармоник. Можно сделать вывод: для опознания выученного образа достаточно очень вырожденного описания, содержащего всего несколько (не более пяти) гармоник.

В другой серии опытов, проведенных также на изображениях с разными границами отфильтровывания высоких ПЧ [Невская и др., 1987], также было получено, что в случае опознания известного наблюдателю набора из 4—10 объектов достаточно 3 гармоник. При неограниченном алфавите, т. е. когда наблюдатель не знал, что ему будет предъявлено, опознание возможно, когда граница фильтрации проходила между 3,5 и 7-й гармониками (промежуточных между ними не было), что не противоречит представлению о наличии лишь 4 гармоник в модуле. Однако, если даже для опознания в этом случае необходима 7-я гармоника, этот факт еще не доказывает существования 5, 6 и 7-й гармоник в модуле стриарной коры человека. Ниже будут приведены данные, позволяющие думать, что при подробном описании изображения, необходимом в случае неограниченного алфавита изображений, дополнительно используются модули меньшего размера для описания деталей.

Другой ряд доказательств в пользу 4-гармонического состава модуля был получен с помощью простых стимулов, составленных точками, вытянутыми в ряд [Atkinson et al., 1976; Campbell, 1985]. Разное число черных точек на белом фоне предъявлялось тахистоскопически. Наблюдатель должен был оценить, сколько точек ему было показано за предъявление. Оказалось, что если размер точек был 0.25' с такой же величиной промежутков, т. е. фундаментальная ПЧ стимула была 2 цикл/град, то наблюдатель безошибочно называл до 4 точек в стимуле, и время ответа не менялось. Сверх 4 точек появлялись ошибки, а время ответа увеличивалось. Эти данные — прямое свидетельство того, что для мгновенного восприятия числа точек (линий также) может быть использован непосредственно гармонический аппарат модуля как единицы, поставляющей информацию для принятия решения. Разумеется, спектральные коэффициенты, поставляемые модулем, могут быть использованы для описания любого изображения с точностью до 4-й гармоники. Но в этом случае требуется обучение в механизмах, принимающих решение.

Другой интересный факт, полученный в работе, заключался в следующем. Применялись стимулы, составленные различными ПЧ: 2 (как в первом эксперименте), 5, 8, 11 и 22 цикл/град. Оказалось, что при частотах до 8 цикл/град результат был тем же. Наблюдатели правильно называли число точек, пока оно не превысило 4. Однако при 11 и 22 цикл/град ошибки начинаются с 3 и более точек.

С точки зрения модели модулей результат понятен. Вплоть до фундаментальной частоты 8 цикл/град 4-я гармоника существует (32 цикл/град). Но ее нет для более высоких фундаментальных

частот (44 для 11 цикл/град и 88 для 22 цикл/град). Таких каналов в зрительной системе нет.

Доказательства в пользу модели модулей можно получить не только из исследований опознания сложных стимулов, но и из работ, в которых изучались некоторые свойства стимулов. Одной из наиболее интересных таких работ является великолепная и прошедшая незамеченной статья Лоудена [Lawden, 1983], в которой по существу сформулирована концепция модулей.[1]

В ряде работ было показано, что надпороговые синусоидальные решетки маскируют (увеличивают порог обнаружения) более низкие ПЧ. И наоборот: надпороговая частота понижает пороги обнаружения более высоких частот [Stromeyer, Julesz, 1972; Stromeyer, Klein, 1974; Nachmias, Weber, 1975; Tolhurst, Barfield, 1978]. Толхерст и Барфилд показали, что такая фасилитация имеет место вплоть до 4-й гармоники. Сам по себе этот факт уже свидетельствует в пользу модели модулей, позволяя следующую трактовку. Выбор модуля с фундаментальной частотой F, как следствие предъявления этой частоты с высоким контрастом, включает остальные гармоники модуля, которые имеют другую большую чувствительность, чем в том случае, когда эти же частоты являются первыми гармониками.

Этот результат был подтвержден в работе Лоудена [Lawden, 1983]. Кроме того, он исследовал влияние соотношения надпороговой частоты и более низких и высоких частот на различение фазы. Определяли порог различения двух сложных решеток. Каждая состояла из одной надпороговой частоты фиксированного контраста, контраст другой частоты меняли. Первая сложная решетка отличалась от второй тем, что вторая частота в ней была сдвинута по фазе по отношению к первой на $\pi/2$. Определяли порог различения фазы, меняя контраст второй решетки.

Эффект оказался более сильным, чем для простого обнаружения второй решетки. При этом порог различения фазы был вдвое меньше, чем порог обнаружения той же частоты, в тех же условиях предъявления сложной решетки. В том случае, если сложная решетка составлена двумя решетками одинаковой частоты, этот результат очевиден из простых арифметических соображений. В одной сложной решетке пороговый контраст увеличен точно на такую же величину, на какую он убавлен в другой. Напомним, что частоты в одной сложной решетке сдвинуты на 0, а в другой — на π. Ясно, что порог будет вдвое меньше, чем в случае простого увеличения или уменьшения контраста при обнаружении. Однако арифметические соображения не могут помочь в случае 2-й и 3-й гармоник, где порог был тоже вдвое меньше. Полностью эффект исчезает, и фазовая дискриминация становится невозможной на 5-й гармонике. Различение фазы затруднено (пороги очень высоки) или вообще

[1] Интересно отметить, что автор книги ознакомился с этой работой после того, как модель модулей была сформулирована на основании нейрофизиологических экспериментов. Можно думать, что совпадение в выводах, сделанное независимо, свидетельствует в пользу концепции модулей.

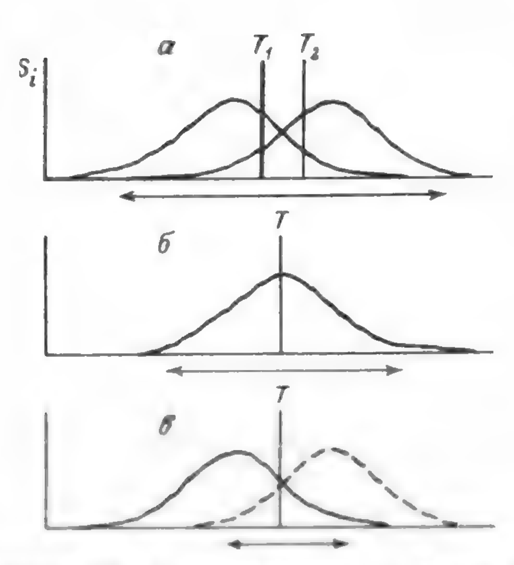


Рис. 57. Различение ПЧ и контраста в модуле [по Thomas, 1989]. Объяснения в тексте

невозможно, если вторая часть в сложной решетке ниже, чем основная. Таким образом, нельзя различить фазовые соотношения компонент сложного сигнала, чьи частоты различаются более чем 1 : 5. Эти результаты хорошо вписываются в модель модулей. Модуль — единое целое, и фазовые соотношения могут быть определены лишь между гармониками модуля, но не гармониками разных модулей.

Такой же вывод может быть сделан из работы Томаса [Thomas, 1989]. Эксперимент состоял в следующем. Две синусоидальные решетки, обе надпороговые, были наложены друг на друга, образуя сложную решетку.

Наблюдателю предъявляли две сложные решетки, каждая из которых состояла из двух компонент: маскирующей и тестовой. В одной решетке компоненты не меняли, в другой — меняли либо ПЧ, либо контраст одного из компонентов. Наблюдатель должен был указать, видит ли он различие между тестовыми компонентами по ПЧ или контрасту. Таким образом исследовали количественно (по критерию d') различение ПЧ или контраста в зависимости от расстояния по ПЧ между маскирующей и тестовой компонентами.

Оказалось, что в обоих типах эксперимента наличие маскирующей решетки ухудшает различение до тех пор, пока расстояние по частоте между маскирующей и тестовой решетками не превысит 2 окт. При больших расстояниях маскирующая решетка не влияет.

Обсуждая этот результат, Томас указывает, что он понятен для случая различения ПЧ. Если существуют два независимых канала, показанных на рис. 57, *а*, то два тестовых компонента с частотой T_1 и T_2 различаются этими двумя перекрывающимися каналами.

Маскирующая компонента в пределах, показанных *стрелкой*, будет нарушать различение. В случае обнаружения (рис. 57, *б*) тестовый компонент *T* определяется с помощью наиболее центрированного канала. Диапазон нарушения различения, вызываемого маской, как показано *стрелкой*, будет меньше.

Наконец, в случае различения контраста (рис. 57, *в*) не требуется сравнивать ответы в разных каналах, и с точки зрения модели независимых ПЧ каналов задача ближе к случаю обнаружения. Можно показать, что диапазон нарушения будет еще меньше. Оптимальной стратегией будет использовать канал, наименее чувствительный к маске, т. е. левый канал, когда маска выше по частоте, чем тест, и правый, когда ниже. Однако на самом деле диапазон влияния маски такой же, как при измерении различения по частоте. Этот факт автор считает озадачивающим.

С точки зрения модели модулей, когда задействован модуль, то меняется чувствительность всех гармоник, вплоть до 4-й, что как раз соответствует диапазону в 2 окт.

В модельных экспериментах, выполненных И. А. Волом, была последовательно применена модель модулей для сравнения с рядом экспериментов, в которых разными авторами были исследованы характеристики различения как сложных, так и простых сигналов.

Следует сказать, что модель видоизменялась от работы к работе, приближаясь к нейрофизиологическим данным, описанным выше. Отклонения от конечной модели будут указываться при описании отдельных исследований, но в конечном виде она может быть описана следующим образом.

В основе модели лежит схема, представленная на рис. 42. Для вычисления $r_{km}(F)$, т. е. ответа k-го нейрона модуля m на стимул F, центр координат помещали в центре модуля. Было показано, что наилучшее совпадение эксперимента с моделью получается, когда для Фурье-преобразования изображения выбирается такой модуль, в котором ответ четной фундаментальной гармоники максимален [Вол, Павловская, 1986]. Пусть x_n является абсциссой n-го фоторецептора, Y_n — ордината n-го фоторецептора, а D_m — величина РП модуля m. Отсюда

$$r_{km}(F) = \frac{1}{D_m} \sum_n F(X_n, Y_n) \cos \omega_k (X_n \cos \theta_k + Y_n \sin \theta_k),$$

где $F(X_n, Y_n)$ — освещенность n-го рецептора; $k = 1.00,\ 1.41,\ 2.00,\ 2.83,\ 4.00$; $\omega_k = \dfrac{2\pi k}{D_m}$, θ_k — ориентация k-го РП.

Модель предполагает следующий алгоритм принятия решения. В результате обучения описание референтного стимула хранится в памяти. Описание формируется на основе анализа ответов всех модулей. Для каждого модуля суммарные ответы всех его нейронов вычисляются как

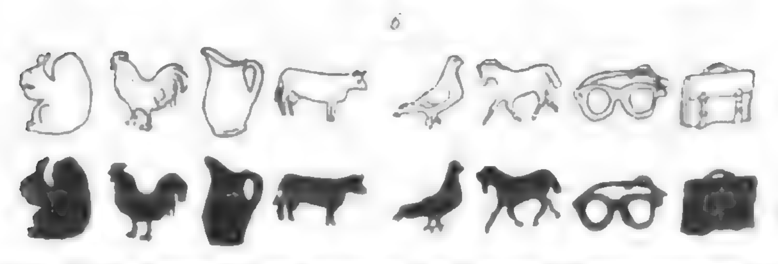


Рис. 58. Изображения, применявшиеся для сравнения психофизических и модельных экспериментов [по: Вол и др., 1990]

Объяснения в тексте.

$$G_m = \sum_k |r_{km}(F_R)|.$$

Вектор ответов модуля, в котором сумма максимальна, берется как вектор — описатель стимула. Таким образом, референтный стимул (R) хранится в памяти как номер модуля m и как вектор — описатель его компонент ($r_{km}(F_R)$), $k = 1, \dots 4$.

Для принятия решения, когда предъявляется стимул F, вектор ответов модуля $M(r_{km}(F))$ сравнивается с $R_{km}(F_R)$. Различение выполняется в том случае, когда разница ответов ($d(F_R, F)$) стимулов (F_R, F) превышает порог (H):

$$d(F_R, F) = \sum_k |r_{km}(F_R) - r_{km}(F)| > H.$$

Порог H выбирался так, чтобы модельная кривая максимально приближалась к экспериментальной, либо порог выбирался по независимым измерениям, как в случае моделирования различения ориентаций (см. ниже).

В первых работах [Вол, Павловская, 1986; Вол и др., 1990] был использован в модели полный Фурье-спектр изображения, а не коэффициенты гармонических разложений. Измерялось Евклидово расстояние между Фурье-спектрами изображений, которые применялись в психофизическом эксперименте. В одном эксперименте были более простые геометрические фигуры (рис. 58, *а*), в другом — изображения встречающихся в жизни предметов (рис. 58, *б*). Изображения предъявляли наблюдателям в тахистоскопических экспериментах со стиранием. Для каждого набора изображения были получены матрицы, в которых показано число ответов k на стимул j. Эти матрицы характеризуют близость изображений в психологиче-

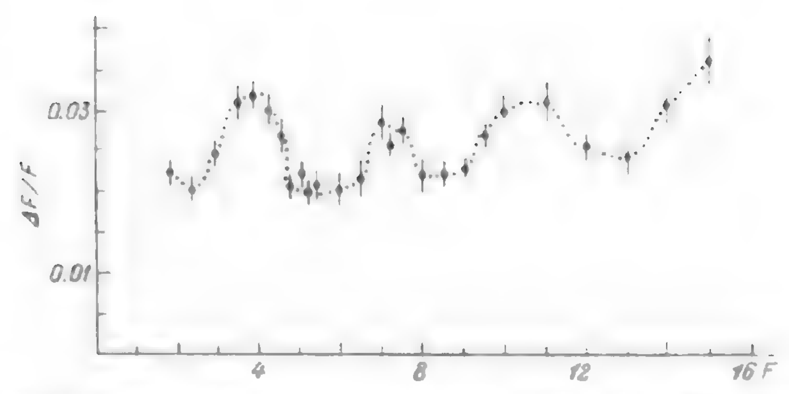


Рис. 59. Зависимость дифференциального порога $\Delta F/F$ по ПЧ от F у человека [по: Hirsch, Hilton, 1985]

ском пространстве. Вычисляли корреляцию между этой близостью и близостью в Фурье-пространстве. Полученные корреляции были очень высоки. Для двух наблюдателей, работавших с первым набором изображений, они были 0.88 и 0.86, а для двух других, у которых был второй набор, — 0.94 и 0.96 ($P < 0.001$). В случае второго набора такая высокая корреляция была получена, если контур был заполнен, ибо есть основания предполагать, что контур служит для выделения фигуры из фона (см. гл. IV), а анализ производится по всей фигуре.

В следующей работе [Вол, 1988] моделировался процесс дискриминации ПЧ с помощью модели модулей.

В психофизических исследованиях [Hirsch, Hilton, 1982, 1985] было показано, что способность наблюдателя различать ПЧ не является гладкой функцией частоты, а имеет выраженную волнообразную форму. Иными словами, закон Вебера—Фехнера для ПЧ является лишь аппроксимацией, а на самом деле зависимость $\Delta F/F$ от F имеет сегментированную форму (рис. 59).

Аналогичную форму имеет зависимость дифференциального порога от референтной ПЧ, полученная в поведенческих опытах на кошках. Животных тренировали на различение одной частоты от другой и принимали за порог ΔF для данной частоты F такую частоту, при которой получали 75% правильных ответов. На рис. 60 приведена усредненная кривая (*а*) по двум животным, поскольку зависимости у них были очень схожи: $r(k) = 0.75$, $P < 0.001$.

Различие между данными Хирша с Хилтоном и нашими в том, что у них сегменты равны в линейной шкале, а у нас — в логарифмической. Данные Хирша и Хилтона можно было бы аппроксимировать и логарифмической шкалой, но линейная вытекает из их модели. Модель предполагает существование кортикальной сетки с эффективными промежутками, равными ε/N, где ε равен расстоянию между соседними фоторецепторами. Для $N = 1$ кортикальная сетка характеризуется теми же эффективными промежутками, что и ретинальная, но сетки с N более высокого порядка

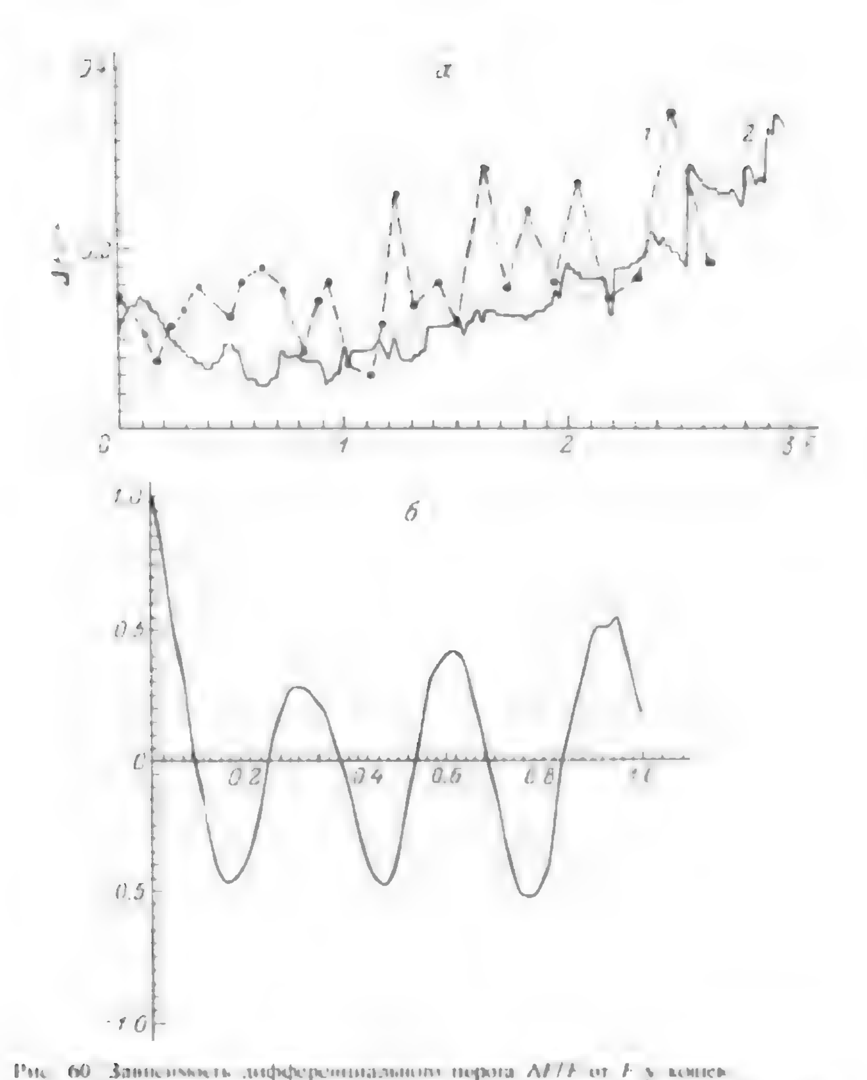


Рис. 60. Зависимость дифференциального порога $\Delta F/F$ от F у кошек.

а — в эксперименте (*1*) и на модели (*2*); *б* — автокорреляционная функция для животных (по данным Н. Н. Праздниковой, В. Д. Глезера и И. А. Вола).

конструируются путем интерполяции между ретинальными входами на кортикальную сетку с промежутками, в N раз меньшими. Данных, свидетельствующих в пользу существования такого механизма, нет.

Модель модулей, основанная на нейрофизиологических исследованиях, дала удовлетворительное совпадение с психофизическими и поведенческими экспериментами (табл. 4).

При моделировании результатов, полученных на кошках, с учетом всех параметров модулей, полученных в нейрофизиологических исследованиях на этих животных, была получена кривая (рис. 60,

Таблица 4

Средние значения порогов различения на отдельных сегментах по оценке Хирша с Хилтоном и в модели Вола

Источник	Частота, цикл/град							
	2.2—3.9	4.4—7.8	8.4—11.8	12.4—15.8	16.4—19.8	20.4—23.8	24.4—27.8	28.4—31.8
Hirsch, Hilton [1982]	1	0.5	0.333	2.5	0.2	0.167	0.143	0.125
Вол [1988]	1.06	0.557	0.299	0.266	0.141	0.158	0.157	0.132

б), которая, несмотря на сглаженный характер пиков и некоторый сдвиг по оси абсцисс, близка к экспериментальной кривой. Об этом свидетельствуют функции автокорреляции для обеих кривых с примерно одинаковым периодом (0.35 и 0.3 окт).

Наконец, модель была использована для исследования ориентационной чувствительности. В психофизических работах А. Василева с соавторами [1982] сравнивали пороги различения по ориентации двух линий с порогами обнаружения. Оказалось, что минимальная величина различения ориентации равна 15′. При условии, что длина линий более 20′, порог различения по ориентации равен порогу обнаружения линии. При уменьшении длины ориентационный порог резко увеличивается (рис. 61). Этот результат был подтвержден моделью. В модели было введено вполне разумное предположение, что порог *H* соответствует порогу обнаружения. В результате модель дала тот же результат: порог увеличивается, когда длина линии превышает 20′.

Сравнение модели с результатами измерений ориентационной чувствительности на кошках [De Weerd et al., 1990] дало полное совпадение. Эти результаты являются особенно интересными. Во-первых, потому, что модель, основанная на параметрах модулей, измеренных в нейрофизиологическом эксперименте на кошках, дала совпадающие характеристики ориентационной чувствительности, измеренные также на кошках. Во-вторых, возможность применения модели к психофизическим данным свидетельствует о тождественной организации модулей у человека.

Обсуждая предлагаемую здесь модель модулей как основу пространственного зрения и восприятия формы, уместно сопоставить ее с моделью Вильсона и его коллег [Wilson, Gelb, 1984; Wilson et al., 1990], названной в последнем варианте modified line-element model. Модель основана на психофизических экспериментах, в которых методом маскирования было обнаружено шесть пространственно-частотно настроенных механизмов. Оптимальные частоты каналов равны 0.8, 1.7, 2.8, 4.0, 8.0, 16.0 цикл/град. Ширина полосы ПЧХ уменьшается с увеличением частоты каналов от 2.5 до 1.25 окт. Ширина полосы ориентационной настройки уменьшается от ±30° при низких частотах до ±15° при высоких.

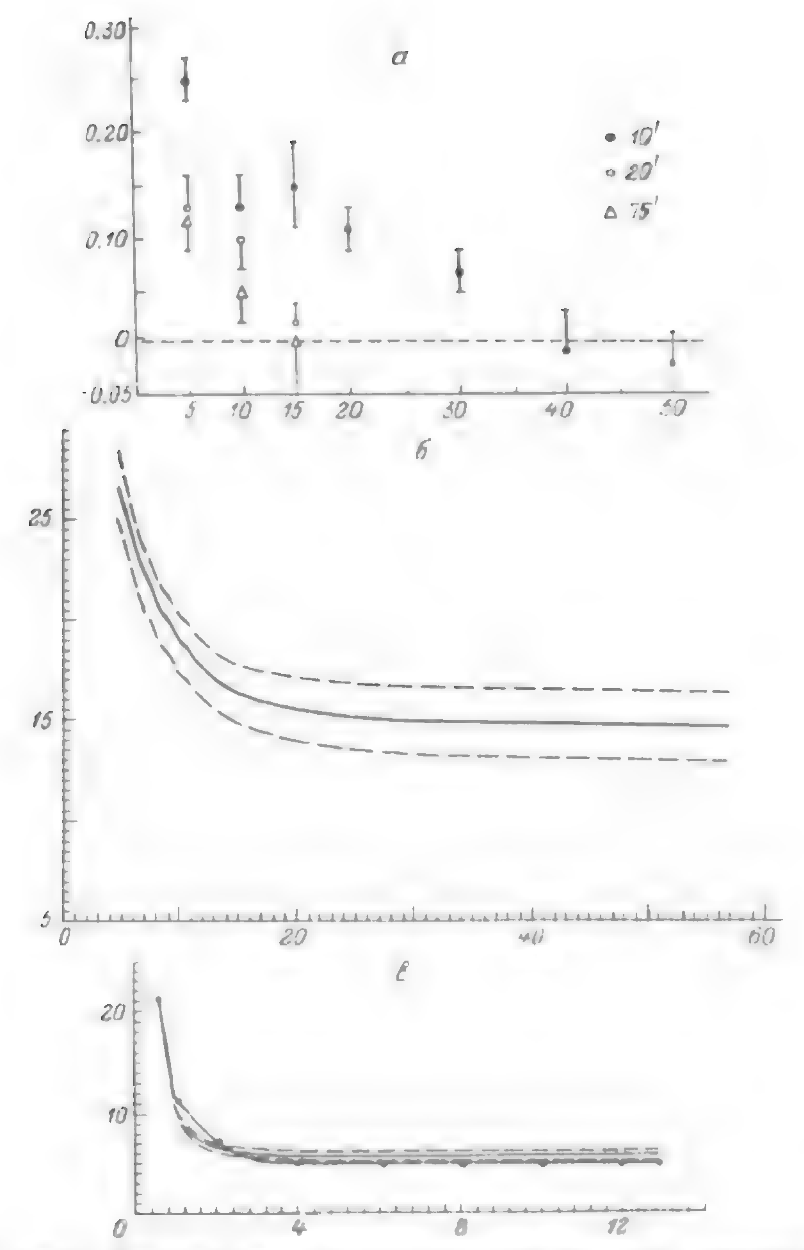


Рис. 61. [illegible] (а) [по Barcons и др., 1982] [illegible] (б) [по И. А. Возу] [illegible] [по De Werd et al., 1990] [illegible] [по И. А. Возу]

[illegible]

Двумерная весовая функция фильтра, образующего канал, описывается формулой

$$LSF(x, y) = A\left\{\exp\left(\frac{-x^2}{\sigma_1^2}\right) - B\exp\left(\frac{-x^2}{\sigma_2^2}\right) + \right.$$
$$\left. + C\exp\left(\frac{-x^2}{\sigma_3^2}\right)\right\}\exp\left(\frac{-x^2}{\sigma_4^2}\right).$$

У фильтров большей величины (низкочастотных) $C = 0$ и, следовательно, в направлении X, перпендикулярном к оптимальному направлению Y, весовая функция имеет форму DOGa, что соответствует однопериодному четному простому РП, образованному возбуждающим центром с боковыми тормозными зонами. При фильтрах меньшей величины (более высокочастотных) добавляются боковые возбуждающие зоны. Как следует из формулы, в направлении Y весовая функция имеет форму гауссиана.

Чувствительность одного фильтра i-го канала, центрированного относительно точки x на стимул $P(x')$, равна

$$S_i(x) = \int_{-\infty}^{\infty} LSF_i(x - x')\, P(x')\, dx'.$$

Таким образом, предполагается, что фильтр линеен.

Разница ответов на два стимула (P_1 и P_2) i-го фильтра, локализованного в точке x, равна

$$\Delta F_i(x) = |F_i(P_1) - F_1(P_2)|.$$

Ответ всей модели определяется как

$$\Delta F = \left[\sum_i \sum_x \Delta F_i(x)^Q\right]^{1/Q}.$$

Суммация по x означает, что берется несколько фильтров (DOGов) каждого канала. В модели для каждого канала брали три фильтра, разделенных пространственно промежутком, равным 0.56 σ_1 (σ_1 с увеличением частоты канала меняется от 0.198 до 0.019'). Обычно применяли Q, равный 2.0, что соответствует измерению в Евклидовом пространстве. Результаты расчета по модели дали хорошее совпадение с данными, полученными Хиршем и Хилтоном (см. рис. 59).

Сравнивая модель Вильсона с моделью модулей, можно отметить следующее. С нашей точки зрения, в модели использованы только первые гармоники каждого модуля. Поэтому она дает хорошее совпадение в случае простых стимулов, но встречает трудности при различении более сложных. Предварительные результаты модельных экспериментов свидетельствуют в пользу этого.

Модель предусматривает существование простых нейронов с индексом сложности не более 2.5, в то время как эксперимент свидетельствует о нейронах с индексом 3 и 4. Наконец, модель Вильсона в отличие от модели модулей не может объяснить функционирование модуля как целостности, что проявляется в случае опознания образов, различения фаз и контрастов, когда операции проводятся в пределах только четырех гармоник. Этот вывод подтверждают результаты модельных экспериментов, проведенных совместно с В. Е. Гаузельманом (эти результаты готовятся сейчас к печати).

С помощью модели модулей были промодулированы результаты и других экспериментов [Levi, Westheimer, 1987], в которых показано, что гиперострота, измеряемая с помощью двух светлых полос, не зависит от распределения света в полосе. Но распределение света меняет оценку субъективного расстояния между полосами. С помощью модели модулей было получено полное количественное совпадение экспериментальных и модельных результатов.

4. ЗА И ПРОТИВ ПРОСТРАНСТВЕННО-ЧАСТОТНОГО АНАЛИЗА И ЕГО НОВАЯ ФОРМУЛИРОВКА В ВИДЕ МОДЕЛИ МОДУЛЕЙ

Существование пространственно-частотных каналов еще не свидетельствует в пользу того, что зрительная система осуществляет Фурье-анализ изображения. Примером альтернативного подхода может служить модель Вильсона, обсуждавшаяся в предыдущем разделе.

К настоящему времени сформулированы серьезные возражения против Фурье-концепции, которые будут обсуждены в этом разделе. Можно показать, что они, напротив, свидетельствуют в пользу концепции пространственно-частотного анализа, если мы примем во внимание модель модулей. Последняя вносит существенное изменение в концепцию пространственно-частотного анализа, которую можно теперь сформулировать следующим образом: *Пространственно-частотных каналов не существует; существуют гармоники моделей; физиологическая пространственная частота выражается в циклах/модуль в отличие от физической — в циклах/град.*[1] Иными словами, утверждается, что одна и та же ПЧ имеет неоднозначное значение, так как для разных модулей она является разной гармоникой.

Другим важным утверждением модульного варианта концепции пространственно-частотного анализа является следующее. Отдельный модуль выступает как целостность. Решение принимается по описанию, выполненному всеми гармониками модуля; например,

---

[1] Здесь можно провести аналогию с цветовым восприятием: одна и та же спектральная физическая частота может дать ощущение разного цвета, например желтого или коричневого, в зависимости от яркости окружающего фона [Бертулис, Глезер, 1990].

различение двух изображений определяется сравнением двух точек в n-мерном пространстве модуля. В предыдущем разделе было приведено много свидетельств в пользу модулей, полученных в психофизических и модельных экспериментах.

Серьезные подтверждения в пользу этой модели можно найти также в литературе. Модель позволяет снять появившиеся в последнее время существенные возражения против концепции пространственно-частотного анализа, хотя они основаны на добротных экспериментальных фактах.

Концепция пространственно-частотного анализа была сформулирована в двух исходных работах Кемпбелла с соавторами [Campbell, Robson, 1968; Blakemore, Campbell, 1969]. Ее главным содержанием является утверждение о существовании независимых пространственно-частотных каналов, служащих для описания изображения. Этот вывод был сделан на основании трех фактов.

1. Адаптация к ПЧ F ведет к понижению чувствительности к этой частоте, понижение распространяется с убыванием по мере удаления от F. Таким образом, постулируется существование независимых пространственно-частотных фильтров. Набор таких фильтров определяет форму кривой контрастной чувствительности (см. рис. 49).

2. Фурье-спектр прямоугольной решетки частотой F содержит все нечетные гармоники (F, $3F$, $5F$ ...), амплитуда которых обратно пропорциональна номеру гармоники. Было показано, что наблюдатель может отличить прямоугольную решетку частотой F от синусоидальной той же частоты, когда амплитуда 3-й гармоники в прямоугольной решетке будет равна $^1/_3$ фундаментальной. На самом деле, как мы увидим далее, это не совсем так. Действительно, надо добавить $3F$, но не в таком количестве, которое определяется пороговой чувствительностью $3F$, когда она является 1-й гармоникой. Когда эта частота выступает как 3-я гармоника, величина добавки другая. В этих двух случаях чувствительности разные, поскольку они определяются разными каналами.

3. Пороговый контраст обнаружения прямоугольной решетки для низких частот выше, чем для синусоидальной. Это объясняется тем, что на низкой частоте чувствительность к 3-й гармонике прямоугольной решетки выше, чем к 1-й, и обнаружение происходит за счет 3-й гармоники.

После опубликования упомянутых выше работ появился ряд исследований как в подтверждение концепции независимых пространственно-частотных каналов (линейной фильтрационной теории), так и против нее. Мы обсудим здесь работы против. Как уже говорилось выше, анализ их позволяет привести аргументы в пользу модульного варианта модели пространственно-частотного анализа.

Уже в одной из первых работ [Nachmias et al., 1973], названной «В поисках ускользающей третьей гармоники», было показано, что адаптация к прямоугольной решетке частотой F не влечет падения чувствительности к частоте $3F$, когда она тестируется отдельно, хотя эта частота входит в спектр прямоугольной решетки; следова-

тельно, при адаптации к последней чувствительность канала $3F$ также должна понизиться. Этот результат, казалось бы, находится в прямом противоречии с описанными выше результатами работ, исходных для формулирования пространственно-частотной модели. Адаптация к данной частоте вышибает канал, в котором она центральная или близка к ней. Различение прямоугольной и синусоидальной решеток основывается на видении 3-й гармоники в прямоугольной решетке. Если видение прямоугольной решетки основано на информации от двух каналов (F и $3F$), то адаптация к этой решетке неминуемо должна сказаться на чувствительности канала с частотой $3F$.

Разумно предположить, что, когда частота $3F$ тестируется отдельно, она является фундаментальной частотой (1-й гармоникой) модуля с РП меньшего размера, чем в том случае, когда эта частота является 3-й гармоникой. С точки зрения модели модулей, частота $3F$, когда она входит в модуль, фундаментальной гармоникой которого является F, и эта же по абсолютному значению частота, когда она применяется отдельно, являются разными каналами. Неудивительно поэтому, что адаптация одного не влияет на чувствительность другого. Подтверждения этого вывода будут накапливаться по мере дальнейшего анализа работ.

Статья Гринли и Магнуссена [Greenlee, Magnussen, 1988] была посвящена проверке одного из фактов, лежащих в основе пространственно-частотной модели. Различение прямоугольной и синусоидальной решеток одинаковой частоты F происходит, когда достигается порог 3-й гармоники ($3F$). На рис. 62 *сплошной линией* показана кривая контрастной чувствительности наблюдателя, *пунктирной линией* — предсказание порога различения (*по оси ординат справа*) синусоидальной и прямоугольной решеток на основе модели независимых каналов. В соответствии с моделью независимых пространственно-частотных каналов *каждая точка* кривой получена из кривой контрастной чувствительности. Значения F были уменьшены в 3 раза, поскольку в прямоугольной решетке амплитуда 3-й гармоники в 3 раза меньше амплитуды фундаментальной. Однако экспериментальные точки (I), показанные на рис. 62, лежат не на кривой, точки которой перенесены на 0,48 лог. ед. вниз, а выше ее в среднем на 0,2 лог. ед. Следовательно, пространственно-частотный канал, когда он является 3-й гармоникой в прямоугольной решетке, имеет более низкий порог, чем когда этот же канал тестируется отдельно.

С точки зрения модели модулей это означает, что чувствительность 3-й гармоники модуля, составленного РП большего размера, больше, чем чувствительность 1-й гармоники меньшего модуля, хотя в абсолютном выражении (в циклах/град) частоты одинаковы. Нейрофизиологических данных в пользу или против такого предположения не имеется, однако оно вполне вероятно. В то же время существуют психофизические данные в пользу его [Tolhurst, Barfield, 1978], обсуждавшиеся выше. Предъявление 2, 3 или 5-й гармоники на фоне 1-й повышает пороговую контрастную чувствительность

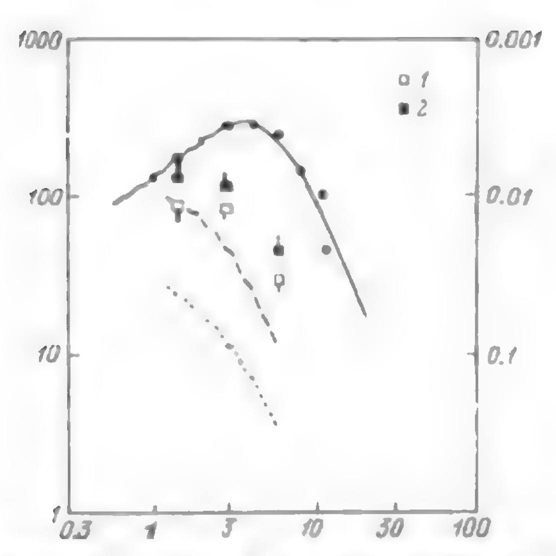


Рис. 62. Различение прямоугольной и синусоидальной решеток [по Greenlee, Magnussen, 1988]

По оси абсцисс — ПЧ, цикл/град; *по оси ординат слева* — контрастная чувствительность, *справа* — порог дискриминации; остальные объяснения в тексте.

для 2-й и 3-й гармоник; чувствительность 5-й не меняется и остается той же, что и без фона. К сожалению, авторы не измеряли чувствительность к 4-й гармонике, но во всяком случае ясно, что в соответствии с гипотезой модулей чувствительность 2-й и 3-й гармоник другая, когда они применяются в составе модуля, по сравнению с тем, когда эти же частоты применяются отдельно. При этом, что очень важно, чувствительность в модуле 2-й и 3-й гармоник увеличивается. Интересно также, что ход кривых в зависимости от контраста 1-й гармоники разный для 2-й и 3-й гармоник; это свидетельствует о работе разных каналов.

Второй факт, который был установлен в этой работе, заключается в том, что адаптация к частоте, соответствующей 3-й гармонике частоты *F*, не меняла порога различения синусоидальной и прямоугольной решеток одной и той же частоты *F*. Полученные экспериментально величины порогов после адаптации (2) были близки к тем, что получены до адаптации, и показаны на рис. 62, а предсказания на основе модели независимых каналов — *штриховой кривой*. Очевидно, что эти предсказания совершенно не выполняются. Согласно модели модулей, адаптация к частоте, когда она предъявляется одна, не означает, что будет проадаптирован канал, соответствующий 3-й гармонике в модуле, хотя численно частоты одинаковы. Различение после адаптации происходит по-прежнему по 3-й гармонике прямоугольной решетки.

Здесь мы имеем дело с фактом, зеркальным по отношению к тому, что было описано в предыдущей статье [Nachmias et al., 1973]. Там

адаптация к прямоугольной решетке частотой *F* не вызывала падения чувствительности к частоте *3F*, когда измеряли контрастную чувствительность, применяя ее отдельно. Здесь, наоборот, адаптация к частоте *F* не повлияла на пороги дискриминации прямоугольной решетки от синусоидальной частотой *F/3*. В обоих случаях факты свидетельствуют о том, что одна и та же частота действует на разные каналы, если она адресуется в одном случае к 1-й гармонике одного модуля, а в другом — к 3-й гармонике другого.

В другой работе тех же авторов [Greenlee, Magnussen, 1987] было выдвинуто еще одно доказательство против модели независимых частотных каналов. Известно, что в области средних и высоких частот кривые контрастной чувствительности, измеренные с помощью синусоидальных и прямоугольных решеток, идут совместно. Однако в области низких частот чувствительность к прямоугольным решеткам идет значительно выше. Этот факт получил простое объяснение в терминах модели независимых каналов. Поскольку в области низких частот для прямоугольной решетки чувствительность к высшим гармоникам (*3F*, *5F* и т. д.) больше, то порог обнаружения прямоугольной решетки в этом случае определяется высшими гармониками.

Авторы провели три эксперимента, казалось бы противоречащие приведенному выше объяснению. В первом эксперименте после адаптации к частоте 1 цикл/град чувствительность к прямоугольной решетке частотой 0.33 цикл/град не уменьшилась. Этот факт по существу ничего нового в нашу концепцию не вносит, а является ее подтверждением, будучи видоизмененной формой экспериментов, описанных выше. Частота 1 цикл/град является 3-й гармоникой по отношению к частоте 0.33, но адаптация к частоте 1 цикл/град на 3-ю гармонику прямоугольной решетки частотой 0.33 цикл/град влияния не оказала, а следовательно, и порог ее не изменился.

Во втором эксперименте использовали частоты 1 и 3 цикл/град (*3F* и *9F*), адаптация к которым осуществлялась п о с л е д о в а т е л ь н о. Ранее этими же авторами было показано, что при подобной форме эксперимента (последовательное предъявление двух частот — каждая предъявлялась поочередно на 2.5 с в течение 8 мин) контрастная чувствительность меняется так же, как если бы адаптация к частоте происходила отдельно. В этой форме эксперимента чувствительность к прямоугольной решетке частотой *3F* не изменилась, чего и следовало ожидать.

Третий эксперимент представляет для нас большой интерес. В нем производилась адаптация к прямоугольной решетке частотой 0.33 цикл/град, в которой отсутствовала фундаментальная частота, т. е. в спектре стимула 1-й гармоники не было, а стимул состоял из 3, 5, 7, 9-й... гармоник, взятых каждая с соответствующим коэффициентом. Форма стимула показана на рис. 63. Можно было бы сказать, что она аналогична той форме, которая предъявлялась во втором эксперименте, но там ее компоненты предъявлялись при адаптации последовательно, а здесь — одновременно. Оказалось, что в этом случае чувствительность к прямоугольной решетке частотой

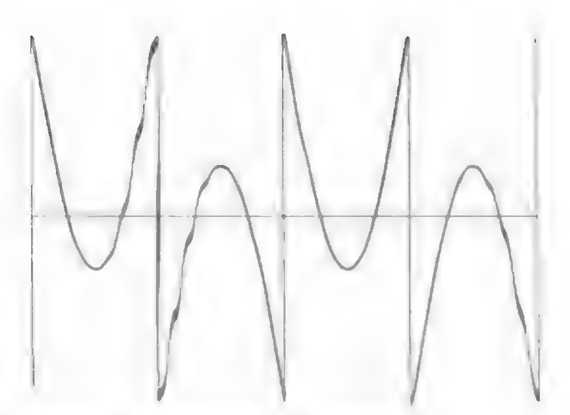


Рис. 63. Синусоида после удаления 1-й гармоники

0.33 цикл/град существенно понизилась. Казалось бы, этот факт противоречит нашей модели.

Для того чтобы частоты 1.00, 1.65, 2.31, 3.00 ... цикл/град являлись 3, 5, 7, 9-й ... гармониками, в модуле, фундаментальной гармоникой которого является частота 0.33 цикл/град, необходимо наличие этой частоты. Но ее в адаптирующем стимуле не было. Действительно, если свернуть стимул на рис. 63 с линейной весовой функцией того же периода, ответ будет равен нулю. В линейном нейроне субзоны организованы оппонентными субполями. Такой нейрон не ответит на стимул на рис. 63. Но мы обнаружили существование нелинейных нейронов, в которых отсутствовали тормозные оппонентные зоны (см. рис. 21 и объяснение к нему). Нелинейный нейрон, настроенный на частоту 0.33 цикл/град, ответит на прямоугольную решетку этой частоты без фундаментальной гармоники. Правда, он ответит и на $3F$, но ответ будет гораздо меньше, чем в том случае, когда задействованы все высокие гармоники. Можно думать, что в подобных искусственных условиях работы зрительной системы подбор модулей осуществляется по частоте, вызывающей максимальный ответ. Более подробно вопрос о подборе модуля будет обсуждаться ниже.

Следует подчеркнуть, что в этом эксперименте наблюдалось понижение чувствительности не только к прямоугольной решетке, но и к частотам 1 и 3 цикл/град (правда, в гораздо меньшей степени, чем когда адаптация к ним производилась отдельно). По-видимому, при адаптации были одновременно затронуты модули, где эти частоты являлись фундаментальными.

Наконец, прямое подтверждение модели модулей в психофизическом эксперименте было получено Василевым с соавторами (рис. 64). Сравнивали влияние эффекта адаптации к синусоидальной решетке частотой 9 цикл/град и контрастом 17% (*I*) к прямоугольной решетке частотой 3 цикл/град и контрастом 51% (*II*). Таким образом, в прямоугольной решетке частота 9 цикл/град присутствовала с тем

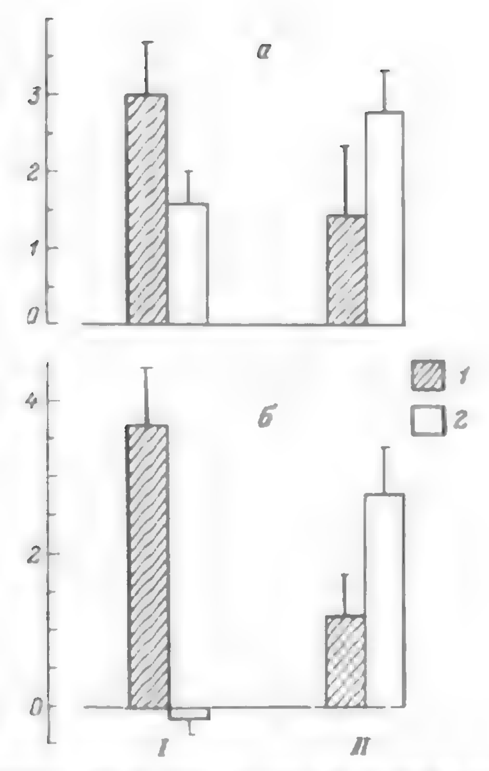


Рис. 64. Изменения чувствительности пространственно-частотных каналов после адаптации разных гармоник модуля у двух наблюдателей (*а*, *б*) [по: Василев и др., 1982].

I, *II* — адаптирующий стимул: *I* — синусоидальная решетка 9 цикл/град, *II* — квадратная решетка 3 цикл/град; *по вертикали* — повышение контрастного порога, log ед.; остальные объяснения в тексте.

же контрастом 17%. Влияние эффекта адаптации проверялось на двух задачах. В первой измеряли изменение порога обнаружения синусоидальной решетки частотой 9 цикл/град (*1*), во второй — изменение порога различения прямоугольной решетки 3 цикл/град от синусоидальной решетки той же частоты (*2*). Результаты соответствуют модели модулей. Адаптация к решетке 9 цикл/град увеличила порог обнаружения синусоидальной решетки той же частоты, но не повлияла (у одного наблюдателя) или мало повлияла (у другого) на различение прямоугольной решетки от синусоидальной. В случае обнаружения адаптация влияла на тот же канал, который тестировался, в случае различения — на разные.

Адаптация к прямоугольной решетке 3 цикл/град имела противоположное действие, поскольку в этом случае был проадаптирован канал $3F$ (9 цикл/град), входящий в модуль, у которого фундаментальная частота F равна 3 цикл/град.

Глава V

ПЕРВИЧНАЯ СЕГМЕНТАЦИЯ ЗРИТЕЛЬНОГО ПРОСТРАНСТВА: ПОДБОР МОДУЛЯ

Одна из основных задач, которую решает сенсорная система, — сегментация сенсорного потока. В этой главе мы рассмотрим механизмы, благодаря которым поле зрения разбивается на отдельные участки. Приписывая особое значение одному из них, можно говорить о выделении фигуры из фона. Если отвлечься от образов, которые являются результатом обучения, то зрительное поле распадается на элементы, которые описываются как площадки одинаковой яркости, или цвета, или текстуры. Мы будем называть их **подобразами**.

В понятие «подобраз» следует включать также площадки, состоящие из элементов, движущихся в одном направлении и с одной скоростью, или (при бинокулярном зрении) площадки из элементов с одинаковой бинокулярной диспаратностью. Процесс выделения подобраза можно назвать первичной сегментацией.

Четкого определения текстуры в литературе не существует. Обычно ее определяют на интуитивном уровне как участок поверхности, занятый узором, состоящим из более или менее однородных элементарных фрагментов [Gibson, 1950; Julesz et al., 1973; Левашов, 1978]. Фрагменты могут быть ахроматическими или состоять из одного либо нескольких цветов. Очевидно, что участки, покрытые равномерным белым или однородным хроматическим светом, также можно рассматривать как текстуры. Нами [Глезер, 1978] высказано предположение, что текстура характеризуется одинаковым или периодически повторяющимся кусочным мощностным спектром во всех своих участках. Текстура — средство выделения подобраза, т. е. такого элемента видимого поля, который зрительная система способна выделять без обучения за счет генетически врожденных механизмов. Для простоты мы не рассматриваем плавного изменения текстуры по определенному закону, например изменение яркости или размеров элементов текстуры в условиях перспективы [Gibson, 1950].

Понятие «подобраз» связано с понятием «гештальт», которое введено гештальтпсихологией [см. обзор: Murch, 1975]. С точки зрения представлений об организации зрительного процесса, развиваемых в этой книге, термин «гештальт» применяли к двум различным категориям явлений. С одной стороны, существуют факторы, характеризующие работу врожденных механизмов зрительной системы. Эти механизмы обеспечивают сегментацию изображения, выделение подобразов или фигуры из фона. Таковы факторы подобия (рис. 65, *а* изображение распадается на ряды, так как подобные элементы

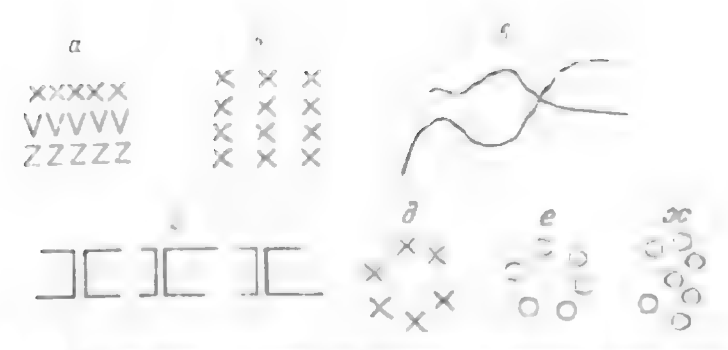


Рис. 65. Объединение элементов изображения по принципу общей судьбы. Объяснения в тексте

группируются вместе), близости (рис. 65, *б*: выделяются столбцы, объединяющие близколежащие элементы) и хорошей продолжаемости (рис. 65, *в*: глаз легко разделяет две линии). Все эти факторы можно объединить под названием «фактор общей судьбы», поскольку сгруппировываются элементы, общие по конфигурации, по пространственному расположению, по одинаковой кривизне. Фактор общей судьбы включает также случаи движения: объединяются элементы, движущиеся в одном направлении и с одинаковой скоростью. Нетрудно видеть, что фактор общей судьбы описывает случаи различения текстур, взятых в широком смысле.

С другой стороны, утверждается, что характерная черта гештальта — его независимость от составляющих элементов. Конфигурация элементов видится не как их совокупность, а как фигура; причем, по мнению гештальтистов, восприятие «хорошей фигуры» обусловлено врожденными свойствами зрительной системы. Например, крестики или кружки образуют одну и ту же фигуру в отличие от другой группы кружков (рис. 65, *д* — *ж*); вертикальные линии воспринимаются как ряд прямоугольников (рис. 65, *г*), хотя «фактор близости», казалось бы, должен был сгруппировать близколежащие линии. Поэтому гештальтисты вводят дополнительно «фактор замкнутости». Очевидно, то, что изображено на рис. 65, *д*, *е*, действительно можно описать как образ, которому человек обучен в жизни. В данном случае фактор гештальта относится к кругу явлений, характеризующих зрительное обучение, которые будут рассматриваться в заключительных главах. Таким образом, в отличие от первичной сегментации на образы связана с обратными влияниями от высших отделов, где хранится модель мира.

Резюмируя, можно предположить, что первичная сегментация зрительного пространства, спроецированного на сетчатку, осуществляется врожденными механизмами: сложными нейронами, вычисляющими мощностной спектр, т. е. способными определять амплитуду, но теряющими фазу, дирекциональными, бинокулярными [см. обзор: Невская, 1977], цветовыми [см. обзор: Mollon,

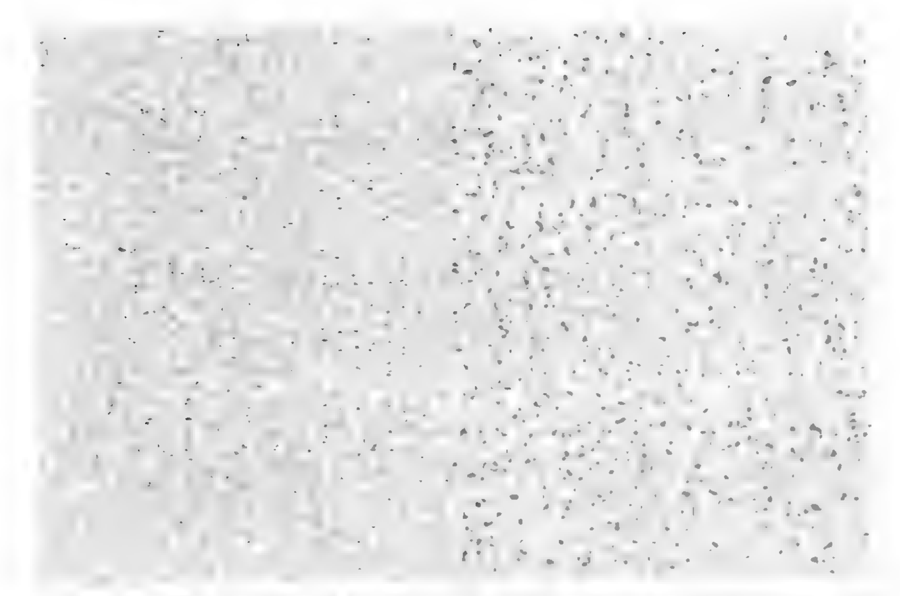


Рис. 66. Две текстуры с одинаковыми пространственными статистиками 1-го порядка, но различными 2-го [по: Julesz, 1981b]

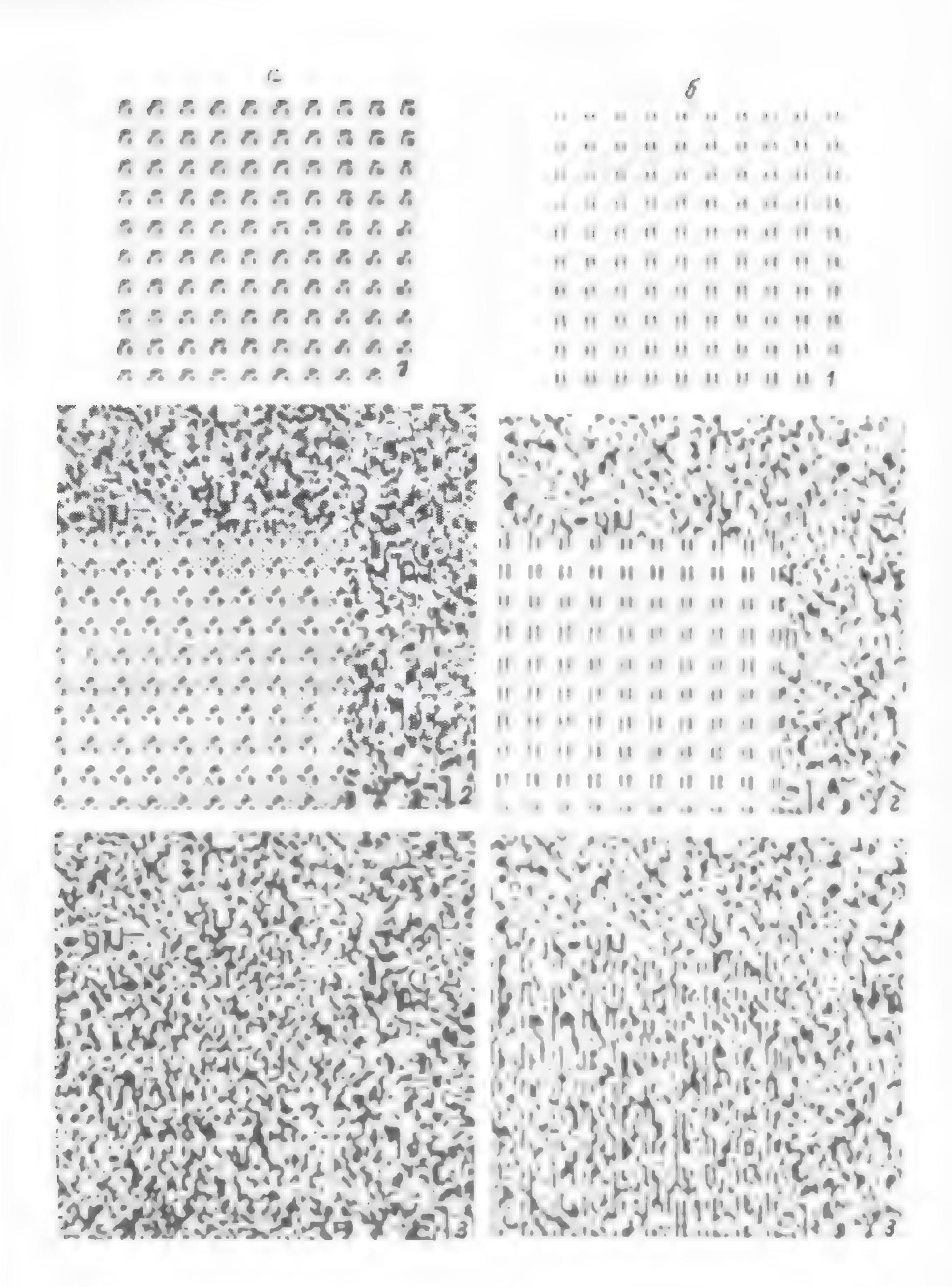
1982; Бертулис, Глезер, 1990]. Следует отметить, что, согласно последним данным, обучение все же влияет на процесс текстурного различения [Karni, Sagi, 1990].

Наибольший вклад в исследование текстур внес Юлеш [Julesz, 1962, 1974, 1975, 1980, 1981a, 1981b]. Он ввел представление о мгновенном зрительном различении двух поверхностей (preattentive discrimination) до того, как вступает в действие процесс внимания. Действительно, разницу между двумя площадками, составленными из одинаковых черных точек, с разными пространственными статистиками (рис. 66) зрение схватывает сразу. Однако провести границу между площадками, одна из которых составлена буквой Я в разных ориентациях, а другая — ее зеркальным отображением — латинской буквой R, можно лишь после длительного разглядывания их, хотя разница между отдельными буквами видна хорошо. Процесс preattentive discrimination происходит параллельно, охватывая все зрительное поле, в отличие от attentive discrimination, т. е. различения за счет избирательного внимания, в котором последовательный поиск осуществляется с помощью узких окошек [Глезер, 1985а; Treisman, 1987]. Мы будем обсуждать это в последующих главах. Есть основания считать, что проведение границы между площадками, составленными R и Я, связано с опознанием этих изображений, которое выполняется другими механизмами — механизмами, принимающими решение на основе информации, поставляемой линейными элементами модулей, дающих полное описание, т. е. передающими сведения об амплитуде и фазе.

Представления Юлеша о механизмах текстурного различения претерпели существенную эволюцию, и поучительно проследить ее. Юлеш пользовался в основном текстурами из черных и белых элементов. Наиболее простая текстура составлена из черных точек (рис. 66). Глаз хорошо различает площадки, которые разнятся по числу черных точек на единицу поверхности (или по вероятностям появления черного (белого) элемента), т. е. по пространственным статистикам 1-го порядка. По существу это равносильно утверждению, что глаз хорошо различает площадки с разной средней освещенностью. На рис. 66 приведены две текстуры, описываемые одинаковыми пространственными статистиками 1-го порядка, но тем не менее различающиеся между собой, поскольку неодинаковы их статистики 2-го порядка. Статистику 2-го порядка можно описать вероятностью того, что две лежащие рядом случайно выбранные точки окажутся черными (или белыми). Когда статистики 2-го порядка двух текстур равны, это означает, что одинаковы их двумерные автокорреляционные функции (в вероятностном исчислении) или мощностные спектры (в частотном представлении).

Ранние исследования Юлеша [Julesz, 1962; Julesz et al., 1973] показали, что для различения текстур существенны статистики 1-го и 2-го порядков, причем определяющей является статистика 2-го, т. е. более высокого, порядка. Но статистики 3-го порядка уже не имеют значения для различения: текстуры с идентичными статистиками 1-го и 2-го порядков неразличимы, хотя бы их статистики 3-го порядка были разные. Однако позднее [Caelli, Julesz, 1978; Caelli et al., 1978] были найдены контраргументы к этой гипотезе: показано существование текстур с одинаковыми статистиками 2-го порядка (или мощностными спектрами), но тем не менее различаемыми мгновенно. Они составлены из двух разных элементов (микропаттернов). Оба микропаттерна различаются по узору, но построены из одинакового числа точек и так, что все расстояния между парами точек в одном микропаттерне равны таковым в другом. Поэтому, если бросать на них диполи разной длины и ориентации, вероятности, что оба конца диполя упадут на черные элементы, окажутся для обоих микропаттернов одинаковыми, т. е. эти элементы описываются идентичными пространственными статистиками 1-го и 2-го порядков. Поскольку микропаттерны ориентированы случайным образом, расстояния между черными точками, принадлежащими разным элементам, меняются случайно и одинаково для обеих текстур, вследствие чего мощностные спектры, измеренные глобально по всей поверхности каждой текстуры, также равны. Несмотря на это, глаз разделяет области, занятые разными элементами.

Вторая гипотеза, выдвинутая Каэлли и Юлешем [Caelli, Julesz, 1978] для объяснения этих данных, предполагает существование двух механизмов различения текстур: один — глобальный, работающий по различиям пространственных статистик 2-го порядка, другой использует для различения «детекторы коллинеарности», «детекторы угла» и «детекторы замкнутости».


а
б
1
1
2
2
3
3

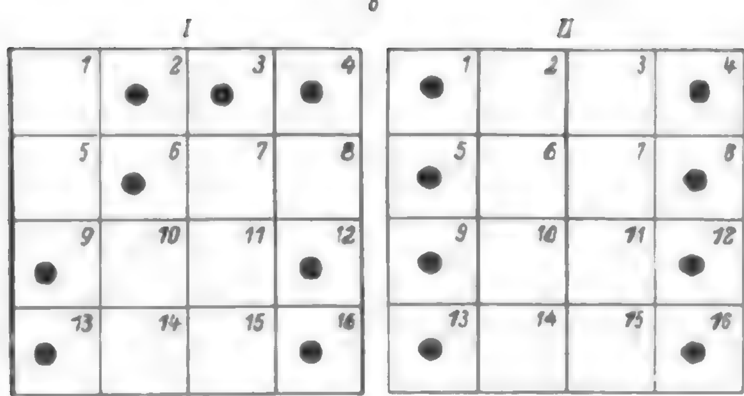


Рис. 67. Различение двух текстур (*а*, *б*), образованных исходными микропаттернами (*в*) [по: Julesz, 1981a].

Объяснения в тексте.

Третья гипотеза [Julesz, 1981a, 1981b] в корне отличается от двух предыдущих. Причиной для ее выдвижения послужили эксперименты с текстурами (рис. 67, *а*, *б*). Сначала был сконструирован микропаттерн из 8 белых и 8 черных элементов, случайно выбранных в матрице из 16 элементов (рис. 67, *в*, *I*). Такие матрицы располагались на поверхности периодически с промежутками шириной в 4 элемента (рис. 67, *а*, *1*). Если промежутки между матрицами заполнены черными и белыми точками, регулярно расположенными в виде шахматной доски (рис. 67, *а*, *2*), образовавшаяся текстура легко отличима от поверхности, заполненной случайно расположенными с равными вероятностями белыми и черными точками. Но если промежутки между матрицами заполнены случайно расположенными белыми и черными точками (рис. 67, *а*, *3*), то теперь текстура, составленная периодически повторяющимися матрицами, не выделяется из фона.

Статистики 1-го порядка периодической текстуры и ее случайного окружения одинаковы. Но статистики 2-го порядка и автокорреляционные функции существенно различимы. Для случайного окружения автокорреляция равна 0.5 при любом сдвиге, кроме нулевого. Для периодической области при сдвиге на 8 точек $^1/_4$ всех точек (в регулярно повторяющихся матрицах) совпадает, а для остальных точек (в промежутках) вероятность совпадения равна $^1/_2$; таким образом, для всей текстуры автокорреляция равна $(^1/_4 \times \times 1) + (^3/_4 \times ^1/_2) = 0.625$. Разница в автокорреляции между текстурой с периодически повторяющейся матрицей и окружением составляет 0.125. Может быть, эта разница мала и ее недостаточно для различения? Однако, аргументирует Юлеш, существует эта же разница, когда периодическая текстура сконструирована так же, но матрица набрана не из случайно расположенных точек, а из вертикальных полос (рис. 67, *б*, *в*, *II*).

На основании этого и подобных экспериментов Юлеш формулирует свою третью гипотезу следующим образом. Механизмы различения текстур основаны не на глобальной обработке, позволяющей различать статистические параметры 2-го порядка, а на статистических различиях 1-го порядка (плотности), но не отдельных точек изображения, а локальных признаков, названных текстонами. Текстонами являются: 1) удлиненные пятна, например прямоугольники, отрезки линий разного цвета, ориентации, ширины и длины; 2) число терминаторов, т. е. концов линий, и 3) пересечения отрезков линий [Julesz, 1981b]. Таким образом, согласно новой, третьей гипотезе, текстурные механизмы, действующие до процесса вовлечения внимания, для обработки зрительных сигналов не используют пространственных статистик 2-го порядка, в частности автокорреляционных функций, а следовательно, и мощностных спектров. Правда, оговаривает Юлеш (эта оговорка будет интересна для нас впоследствии), другие механизмы, работающие после вовлечения внимания, возможно, используют Фурье-анализ.

Покажем, однако, что дело обстоит не так безнадежно для Фурье-анализа. На основании рассмотренных данных Юлеша и других авторов, а также собственных предварительных результатов мы выдвигаем гипотезу, согласно которой две текстуры различаются между собой, когда кусочные спектры мощности у них различны. Подчеркнем отличие от первой гипотезы Юлеша: там речь шла о разнице в глобальных мощностных спектрах (или пространственных статистиках 2-го порядка), мы же говорим о кусочных спектрах, измеряемых с помощью набора кусочных фильтров, покрывающих площадь, занятую текстурой. В пользу нашей гипотезы свидетельствуют следующие аргументы. Вернемся еще раз к обсуждению результатов, полученных с текстурами (рис. 67, *а, б*). Юлеш показал, что автокорреляции при сдвиге на 8 точек равны в обоих случаях. Но почему в расчет принимали автокорреляцию только при одном сдвиге — на 8 точек? Функцию автокорреляции следует вычислять по всем сдвигам текстуры, и если хотя бы по одному значению для двух текстур есть разница, то, следовательно, эти текстуры различаются по автокорреляционным функциям или по мощностным спектрам.

Пользуясь методом Юлеша, подсчитаем значение двумерной автокорреляционной функции при сдвиге только на одну точку в горизонтально-вертикальном направлении. Пронумеруем клетки микропаттернов (рис. 67, *в*). Подсчитаем для каждой клетки вероятности попадания белой точки на белую и черной — на черную при сдвиге. 1-я клетка микропаттерна 1 белого цвета при сдвиге по вертикали попадает на белую точку, по горизонтали — на черную. Учитывая равновероятность этих событий, можно сказать, что для 1-й клетки вероятность совпадения равна 0.5. Соседними со 2-й (черной) клеткой являются 3-я и 6-я. Так как обе они тоже черные, то для этой клетки вероятность совпадения составит единицу. Аналогичные процедуры выполним для

других клеток. Крайние клетки (4, 8, 12, 13, 14, 15 и 16-я, если мы рассматриваем смещение вправо и вниз) граничат со случайным фоном. Для 8-й клетки белого цвета вероятность попасть на черную при горизонтальном сдвиге равна 0.5, при вертикальном — 0.0, средняя вероятность — 0.25. В результате можно построить следующую матрицу.

Для I

1—0.50	2—1.00	3—0.50	4—0.25
5—0.00	6—0.00	7—1.00	8—0.25
9—0.50	10—1.00	11—0.50	12—0.75
13—0.25	14—0.75	15—0.25	16—0.50

Для II.

1—0.50	2—1.00	3—0.50	4—0.75
5—0.50	6—1.00	7—0.50	8—0.75
9—0.50	10—1.00	11—0.50	12—0.75
13—0.25	14—0.75	15—0.25	16—0.50

Суммируя эти вероятности и деля на количество клеток ($n=16$), получаем значение двумерной пространственной автокорреляционной функции для вертикально-горизонтального сдвига на одну клетку: для I — 0.5 (т. е. такое же, как и для случайного фона), а для II — 0.625.

Не только автокорреляционные функции, но и пространственные статистики 2-го порядка различны для I и II. Поскольку пространственные статистики 2-го порядка, автокорреляционные функции и мощностные спектры отображают одни и те же свойства текстур, то можно думать, что рассмотренные результаты подтверждают высказанную гипотезу, согласно которой текстуры различаются кусочными мощностными спектрами.

Эти аргументы [Глезер, 1985а] против гипотезы текстонов и в пользу локального мощностного спектрального анализа были подтверждены в ряде работ разных авторов. Так, Нотдурфт [Nothdurft, 1990] указывает, что разделение двух текстур — выделение границы между ними, составленных текстонами — линиями разной ориентации, — базируется на локальных изменениях ориентации. Если она меняется постепенно, то разделения не происходит, хотя изменения хорошо видны. Аналогичные результаты были получены и с другими типами текстонов. Это означает, что разделение не может быть основано на различиях в статистиках 1-го порядка текстонов.

Другим доказательством против гипотезы текстонов является эксперимент, в котором исследовали, какой двумерный шум нужен для маскировки различения текстонов и текстур, составленных этими текстонами. Оказалось, что частотные полосы маскирующего шума различны. Следовательно, трудно предположить, что различение текстур происходит по предварительно выделенным текстонам.

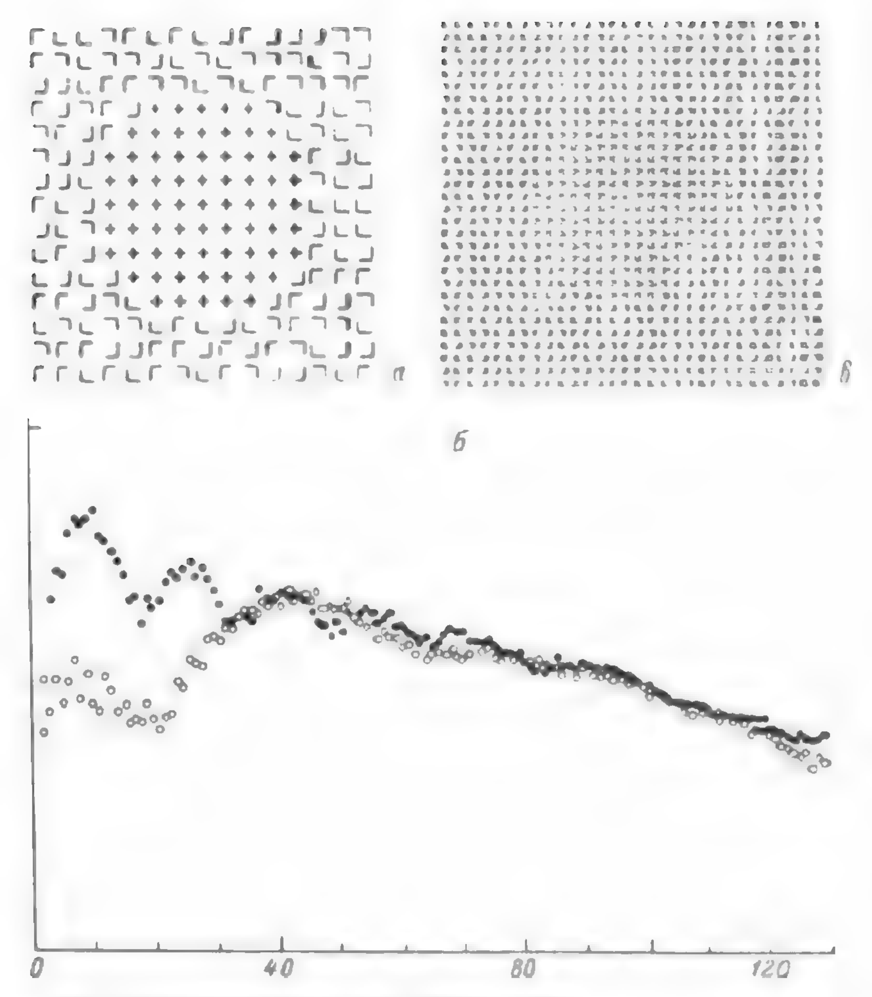


Рис. 68. Различение текстур [по: Nothdurft, 1990].

а — хорошо различимые текстуры, *б* — их мощностные спектры (центральный диск в *а* — белые кружки, периферия — черные); *в* — плохо различимые текстуры

Наконец, очень убедительным является следующий эксперимент (рис. 68, *а*). Отодвинем рисунок на такое расстояние, что сами текстоны (элементы с пересечением или без пересечения) как таковые не видны. Тем не менее текстуры хорошо различаются, притом, очевидно, по более низким частотам, чем те, которые описывают текстоны. Действительно, мощностные спектры наиболее резко различаются в области низких частот (рис. 68, *б*).

В работе Фогеля и Саги [Fogel, Sagi, 1989] вычисляли мощностные спектры элементов текстуры — микропаттернов (рис. 69). Для каждого элемента вычисляли спектральную компоненту как сумму

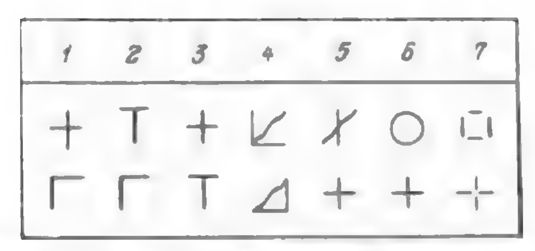


Рис. 69. Элементы текстур, употреблявшихся в психофизических и модельных экспериментах [по: Fogel, Sagi, 1989]

квадратов свертки двух элементов Габора, сдвинутых по фазе друг относительно друга на 90°, с каждым элементом текстуры. Напомним, что такому оператору соответствуют описанные нами сложные нейроны с неполным перекрытием on- и off-зон (см. гл. II), которые измеряют энергию в изображении, покрытом их РП. Введение нелинейности — устранение отрицательной части ответа — перед суммацией на выходном нейроне происходит в этом случае за счет полуволнового выпрямления. Вводили функцию близости между спектрами и ее значения сравнивали с мерой, характеризующей различимость текстур, составленных этими элементами, в психофизическом эксперименте. Оказалось, что корреляция между модельным и психофизическим экспериментами очень высока. Если исключить пару 4 на рис. 69, то корреляция равна 0.96. Для всех пар она снижается до 0.76. Этот результат можно было ожидать, поскольку мощностные спектры в паре 4 одинаковы [Caelli et al., 1978]. Юлеш и его соавторы (вторая гипотеза) считали, что в этом случае элементы не текстуро-, а фигуроподобны. Доказательством служит то, что даже одиночный элемент такого типа выделяется из окружения. Согласно третьей гипотезе, различение определяется числом терминаторов.

Представляется, что первое объяснение ближе к истине. В ряде случаев, если различение по мощностным спектрам невозможно, то используется дополнительно фазовый спектр. Сложные нейроны с неполным перекрытием on- и off-зон, которые по нашей гипотезе служат для измерения мощностных спектров, измеряя энергию стимула в своем РП, тем не менее передают сведения о фазе, как это было показано при изложении конструкции этих нейронов (см. гл. II). Естественно предположить, что механизм, принимающий решение о границе между текстурами на основании информации, поставляемой мощностным спектрем, использует в случае недостаточности различий по энергии дополнительно информацию, предоставляемую фазовым спектром. Различение ухудшается с уменьшением разницы как между мощностными, так и между фазовыми спектрами.

Подтверждение этому можно усмотреть в эксперименте из вышеописанной работы Нотдурфта [Nothdurft, 1990], который показал, что текстуры, составленные элементами с разным числом термина-

торов, различаются в том случае, если элементы расположены упорядоченно, образуя ряды и столбцы, но не различаются, если элементы расположены по пространству хаотично — сдвинуты в случайном порядке относительно узлов первоначальной матрицы. Естественно предположить, что в первом случае в каждой ячейке сетки модулей, наложенных на текстуру, фазовые спектры подобны и могут быть использованы для описания, а следовательно, и для различения. Во втором случае они меняются от ячейки к ячейке. Действительно, по данным Павловской и Вола, где для различения текстур была использована модель модулей и где, следовательно, фаза не терялась, наблюдалась сильная корреляция с результатами психофизического эксперимента.

Резюмируя все сказанное, можно утверждать, что мгновенное различение текстур происходит тем лучше, чем больше различаются элементы текстур по кусочным мощностным спектрам. Однако различение возможно и при близости спектров, хотя по психофизическим характеристикам оно становится менее эффективным, чем меньше различия в спектрах. Это видно и без количественных измерений. Граница между текстурами на рис. 68, *в*, совсем не так выскакивает, как, например, на рис 68, *а*. Можно сказать, что в этом случае ситуация ближе к той, когда различаются фигуроподобные элементы (R и Я), т. е. в этом случае требуется участие фазового спектра.

Перейдем теперь к вопросу о сегментации зрительного поля или к проблеме выделения фигуры из фона. Для нашей концепции это означает подбор модуля для описания фигуры.

В случае, когда для выделения используются механизмы восприятия движения, стереопсиса, цветового зрения, можно выдвинуть простое и кажущееся правдоподобным предположение, что однородно задействованные нейроны этих механизмов непосредственно очерчивают фигуру в зрительном поле. Действительно, движущийся объект или находящийся на другом расстоянии, чем соседние, или отличающийся по цвету мгновенно выскакивает из фона. Хотя в настоящее время нет нейрофизиологических данных, которые бы объяснили, каким образом группа однородно задействованных нейронов включает соответствующий по размеру и положению модуль, такое предположение представляется вполне естественным и имеет некоторое экспериментальное обоснование, о котором будет сказано ниже. Сложнее обстоит дело, когда надо сегментировать зрительное пространство на площадки (подобразы или образы) 1) одинаковой яркости, но разграниченные контурами (линиями); 2) разной яркости; следовательно, разграниченные краями; 3) образованные разными текстурами.

Мы попробуем показать, что во всех этих случаях операции сегментирования выполняются с помощью сложных нейронов. Сложные нейроны с не полностью перекрытыми on- и off-зонами (см. гл. II) пригодны для сегментации во всех перечисленных выше случаях, а для текстурного различения могут быть использованы все типы сложных нейронов, кроме так называемых наиболее просто устроенных (см. гл. II).

Поскольку выше обсуждались механизмы описания текстур, то начнем с механизмов разделения текстур. Фогель и Саги [Fogel, Sagi, 1989] предлагают следующий алгоритм. Мы остановимся только на нем, поскольку он вобрал в себя отдельные части алгоритмов, предложенных разными авторами, и в то же время является наиболее полным и работающим. Алгоритм состоит из следующих шагов: 1) входное изображение сворачивается с четными и нечетными фильтрами Габора и вычисляется сумма квадратов для каждого положения фильтра (этот шаг был описан выше); 2) выход сглаживается гауссианом; 3) вводится порог; 4) удаляется шум — небольшие связанные участки вне большого основного; 5) определяются границы между текстурами с помощью лапласиана; 6) изменяется такой параметр Габоровских фильтров, как частота (ориентация и фаза не меняются), и шаги 1—5 повторяются.

Суть этого метода состоит в том, что разделяемые текстуры представлены на плоскости площадками разного уровня яркости и разной конфигурации для каждой частоты. Лапласиан выделяет границу между площадками. Этот алгоритм близок к предложенной нами ранее неформализованной схеме разделения текстур [Глезер и др., 1973а; Глезер, 1985а], где те же шаги выполняются другими механизмами, основанными на свойствах сложных нейронов.

Согласно нашей схеме, первый шаг состоит также в том, что разные текстуры описываются по-разному. В схеме Фогеля и Саги разные текстуры представлены разными уровнями яркости для каждой частоты. Согласно нашей схеме, в сетке сложных нейронов, наложенных на зрительное поле, область, занятая однородной текстурой, будет покрыта одинаковыми узорами возбуждения нейронов. Величина возбуждения нейрона определяется энергией в его РП. Нет нужды описывать площадку, занятую нейронами, настроенными на одну частоту, уровнем яркости. Можно сохранить оценку частоты по номеру нейронов, как это происходит при линейном спектральном анализе, и величину спектрального коэффициента по величине возбуждения нейронов. Это сохраняет описание текстуры в отличие от схемы Фогеля—Саги, где она теряется и где определяется лишь граница между текстурами. Между тем мы видим не только границу между текстурами, но и различия между последними, воспринимая каждую текстуру как нечто определенное.

Предположительным механизмом объединения нейронов, настроенных на одну и ту же двумерную ПЧ, может быть следующий. В зрительной коре описаны аксоны длиной 4 мм и более, на которых обнаружены арборизации через 0.7—1.0 мм, т. е. через сверхколонки — модули [Gilbert, Wiesel, 1983]. В модельных экспериментах [Mitchison, Crick, 1982; Rockland, Jund, 1982, 1983; все три работы цит. по: Nelson, Frost, 1985] было показано, что подобные ленточность и пятнистость должны существовать в колончатой структуре для создания организации, которая селективна к ориентации. Нейроны, лежащие вне полос и пятен, не участвуют в системе селективной иннервации. Но ориентация — одно из свойств ПЧФ. Следовательно, такой механизм может объединять однородно на-

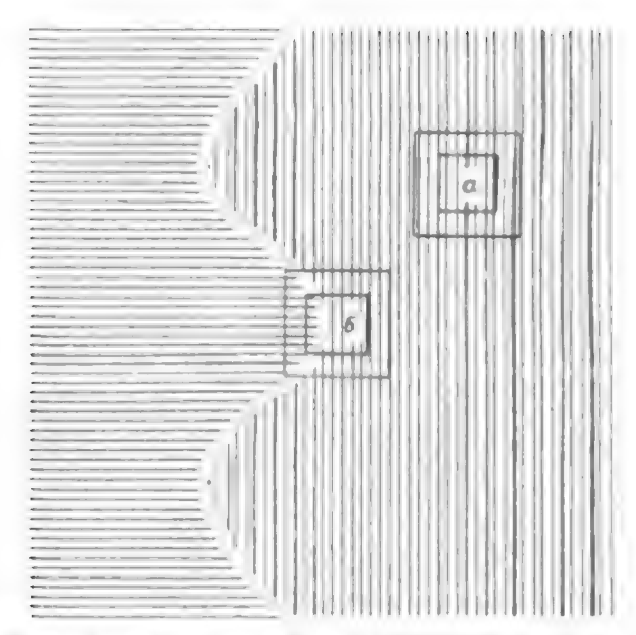


Рис. 70. Схема разделения текстур РП с тормозными флангами. Объяснения в тексте.

строенные нейроны. Вполне вероятно, что подобные механизмы существуют и для дирекциональных, бинокулярных и цветовых нейронов, которые также характеризуются колончатой структурой.

В алгоритме Фогеля—Сэги шаги 2 и 3 — операции сглаживания и введения порога по уровню яркости — служат для удаления шумов, возникающих за счет паразитных частот, не свойственных данной текстуре. В нашей схеме эту операцию совершает торможение двух типов, описанных выше (см. рис. 31 и обсуждение его): торможение с частот, лежащих на периферии ПЧХ, и торможение с частот, ортогональных оптимальной ориентации.[1] Благодаря такой организации будут подавлены наиболее бедно представленные частоты. Эту операцию можно уподобить взятию лапласиана за счет латерального торможения, но не в реальном зрительном пространстве, а в двумерной пространственно-частотной плоскости, представляющей модуль.

Наконец, третий тип торможения осуществляет выделение контура между текстурами в реальном зрительном пространстве. Сложные нейроны с тормозными флангами, лежащие внутри однородной (РП *а* на рис. 70) текстуры, будут заторможены полностью или частично, в то время как нейрон с РП на границе двух текстур (РП *б*) дает сильный ответ, поскольку его тормозная зона лежит в

[1] О наличии такого механизма свидетельствуют также психофизические данные [De Valois, 1977].

другой текстуре, которая ее не стимулирует. Таким образом, текстура будет обведена контуром из цепочки возбужденных клеток. Как будет показано в следующей главе, есть нейроны в престриарной коре, отвечающие на такую цепочку. Этот шаг соответствует шагу 5 в алгоритме Фогеля—Саги.

Перейдем теперь к рассмотрению случаев, когда площадки одинаковой яркости или же с меняющейся яркостью, но не имеющие выраженной текстуры, разделяются контурами (линиями), а также случаев, когда разделяются площадки разной яркости, т. е. когда граница между ними образует край. Морроне и Бурр [Morrone, Burr, 1988] проанализировали условия, необходимые для обнаружения и идентификации полос и краев. Обычно считается, что для этого служат детекторы краев и полос (edge and bar detectors) — четные и нечетные (sin — cos) поля. Модельные эксперименты свидетельствуют, однако, о том, что этого далеко не достаточно и возможны ошибки. Авторы показали, что обнаружение и установление положения как полосы, так и края определяется по положению максимума локальной энергии. Положение максимума можно определить с помощью перекрывающих пространство операторов, которые можно описать следующим образом. Весь частотный диапазон разбит на четыре полосовых фильтра. Обратное Фурье-преобразование фильтра дает для каждого из них две весовые функции одинаковой амплитуды, но сдвинутых по фазе на 90°, т. е. четную и нечетную функции. Интересно отметить, что поскольку ширина полосы пропускания фильтра уменьшается с увеличением пиковой частоты, то соответственно увеличивается число горбов в весовой функции. В этом модель приближается к модели модулей.

Каждый оператор образован двумя линейными функциями, ответы которых возводятся в квадрат и суммируются. Их нейрофизиологическим коррелятом являются сложные нейроны с не полностью перекрытыми on- и off-зонами. Максимум энергии дает оператор, центр которого (линия пересечения нуля для нечетной функции или максимум амплитуды для четной) расположен на линии или на крае. Таким образом, нелинейный оператор устанавливает наличие и положение края или линии как наиболее важных признаков, служащих для описания изображения, а линейные элементы операторов идентифицируют признаки, т. е. устанавливают, край это или линия. Мы не будем обсуждать последнюю операцию, поскольку, с нашей точки зрения, существенным для последующей обработки информации является выделение конфигурации с помощью контура или края, а выделенная фигура анализируется модулем не по контурам, а как заполненное целое (см. модельные эксперименты в гл. III).

Глава VI

ПРЕСТРИАРНАЯ КОРА И ЕЕ ФУНКЦИИ

1. МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ

В высшие зрительные отделы приматов (нижневисочную и теменную кору) зрительная информация направляется двумя путями: геникулостриарным (далее — через престриарную кору) и через верхние бугры четверохолмия, подушку и опять через престриарную кору (рис. 71). Мы уже говорили о двух основных задачах, которые решает зрительная система: различение (классификация) видимых объектов и описание пространственных отношений. Сведения, необходимые для зрительного опознания пред-

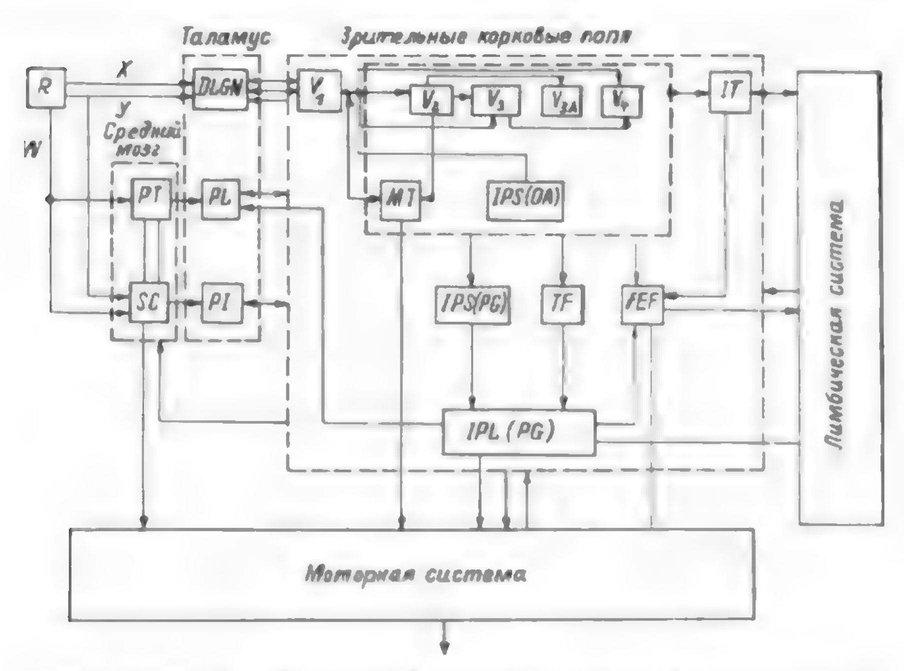


Рис. 71. Схема морфологической организации зрительной системы приматов [по: van Essen, 1979; Mansfield, 1980].

R — сетчатка; *X*, *Y*, *W* — аксоны трех типов ганглиозных клеток; *DLGN* — дорсальное НКТ; *PT* — претектум, *SC* — верхние бугры четверохолмия, *PL* и *PI* — латеральная и нижняя подушки, V_1 — стриарная кора, V_2, V_3, V_{3A}, V_4 — престриарная кора; *IT* — НВК; *FEF* — лобные глазные поля; *MT* — задний конец височной борозды; *IPS (OA)* — район, куда проецируется зона V_1, *IPS (PG)* — район, проецирующийся в нижнюю теменную дольку; *TF* — район на медиальной поверхности височной доли, примыкающий к *IT*; *IPL (PG)* — нижняя теменная долька, соответствующая задней половине поля 7.

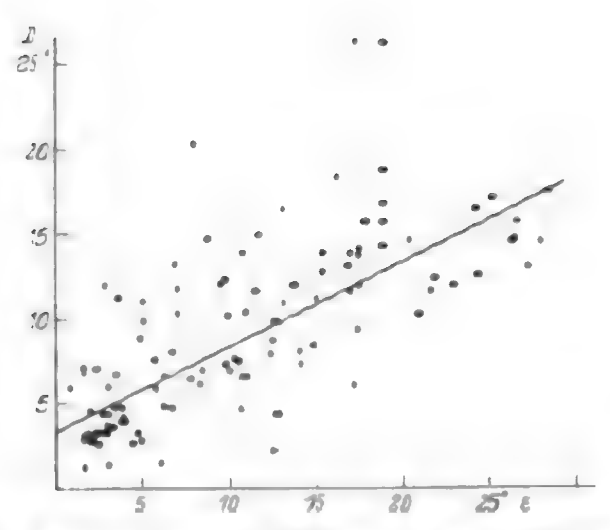


Рис. 72. Зависимость размера D РП дорсальной части ЛССО кошки от эксцентриситета e [по: Шелепин, Герчикова, 1981].

метов, идут по первому пути (это показали опыты с разрушением у обезьян престриарной коры, после которого различение было потеряно, в то время как разрушение подушки не повлияло на эту функцию [Mishkin, 1972]). Сведения о пространственной организации поступают через оба пути. Опишем литературные и полученные в нашей лаборатории данные о нейронной организации и функции различных участков престриарной коры.

Престриарная кора исследована сравнительно мало. В ней выделяют несколько областей, которые связаны между собой сложным и далеко еще не изученным образом. У приматов это области V_2 (18-е поле по Бродману) и V_3 (19-е поле). Ранее были описаны еще области V_{4A} и V_5 [Zeki, 1973], но последние данные свидетельствуют против их выделения. Каждая такая область представляет собой независимую проекцию зрительного поля. У кошки в отличие от приматов 18-е и 19-е поля получают самостоятельные входы из НКТ. Поэтому весь комплекс (17, 18, 19-е поля) является у кошек проекционной корой, и его можно аналогизировать с зоной V_1 приматов, а гомологом престриарной коры у кошек следует считать часть ЛССО. Эта область также состоит из трех независимых проекций зрительного поля [Palmer et al., 1978].

РП престриарной коры — промежуточные между полями проекционной и нижневисочной коры. Поля НВК больше, чем РП проекционной коры [Hubel, Wiesel, 1974a, 1974b; Albus, 1975]: достигают 15—20 и даже 40° как у кошек [Hubel, Wiesel, 1969; Шелепин, Герчикова, 1981; Хачванкян и др., 1982], так и у обезьян [Desimone, Gross, 1979]. В то же время они меньше, чем в НВК

у обезьян, где максимальный размер поля 80 × 130°. Средний размер поля в престриарной области обезьян равен 3°, в то время как в НВК — около 30° [Ibid.]. У части РП их проекции заходят на ипсилатеральную сторону, правда не очень далеко (в среднем на 4°), в то время как поля височных нейронов — в среднем на 14°.

Ретинотопика в престриарной коре в отличие от нижнего виска, где она полностью потеряна, еще сохраняется. Но она ухудшается по мере удаления от проекционной коры в направлении к нижневисочной и задистеменной, что связано естественным образом, во-первых, с укрупнением полей, а во-вторых, с увеличением вариабельности их размеров при одном и том же эксцентриситете (рис. 72). В ЛССО кошки поля варьируют по величине: от 1 до 12° даже для центра сетчатки, в то время как в проекционной коре разброс для area centralis порядка 1°, в 10° на периферии он менее 5° [Albus, 1975]. Разброс в ЛССО еще больше, и даже в центре поля зрения зарегистрированы РП площадью до 200 град², т. е. размером около 40° [Арутюнян-Козак и др., 1978; Хачванкян и др., 1982]. Данные о большой вариабельности величины РП престриарной коры при одном и том же эксцентриситете имеют, как мы увидим далее, большое значение для обоснования гипотезы об операциях, выполняемых на этом уровне. Судя по картам РП престриарной коры, приводимым в цитированных работах, форма их различна: от квадрата до вытянутого прямоугольника.

2. ПОВЕДЕНЧЕСКИЕ ДАННЫЕ

Поведенческих работ о роли престриарной коры в зрительном восприятии сравнительно мало. На кошках и обезьянах обнаружено, что полное удаление престриарной коры ведет к значительной потере зрительного различения. На обезьянах показано [Mishkin, 1972], что разрушение путей от стриарной коры к нижнему виску приводит к такому же результату, что и повреждение последнего.

В опытах на кошках [Праздникова и др., 1984] сравнивали результаты удаления стриарной и престриарной коры. На этой работе мы остановимся подробнее, так как в ней в какой-то мере учитывали пространственно-частотный состав изображений, служивших условными стимулами. Кошек обучали узнавать положительную фигуру, предъявляя ее в паре с различными отрицательными (рис. 73, *а*).

После двустороннего удаления стриарной коры средний процент правильных ответов несколько уменьшился (рис. 73, *в*). Это ухудшение связано со снижением вероятности правильного выбора при предъявлении тех отрицательных фигур, которые после удаления высокочастотных компонент становились похожими на положительную фигуру (рис. 73, *б*). Вероятность различения ухудшилась, приблизившись к случайному уровню, только для трех левых в верхнем ряду отрицательных фигур. Для пар с другими отрицательными фигурами вероятность осталась выше принятого критерия 80%

правильных ответов. Полученный результат представляется естественным, поскольку, как уже обсуждалось, у кошек не только 17-е, но и 18-е, и 19-е поля проекционные, т. е. все они получают афферентацию непосредственно из НКТ. При этом РП 17-го поля настроены на более высокие частоты, чем 18-го [Movshon et al., 1979]. Поэтому после удаления 17-го поля различение по высоким частотам стало невозможным, но сохранилось по низкочастотному описанию.

Иную картину наблюдали после удаления ЛССО (рис. 73, *б*). Вероятность выбора положительной фигуры при предъявлении ее с любой отрицательной фигурой стала близка к случайному угадыванию, т. е. различение исчезло. Правда, при этом удалялось и 21-е поле, которое у кошек является гомологом НВК обезьян. Поэтому полное исчезновение зрительного различения связано, вероятно, с удалением всей престриарной коры, как в опытах на обезьянах [Mishkin, 1972]. Можно предположить, что при этом прерываются все пути в высшие отделы, служащие для различения. Однако, как мы увидим далее (см. гл. VI), удаление НВК не приводит к полной потере различения, а только к потере инвариантного различения.

Более детальные представления о функции престриарной коры связаны с работами Иваи и Мишкина [Iwai, Mishkin, 1969; Mishkin 1972]. У обезьян удаляли те области престриарной коры, на которые проецируются фовеальные участки зрительного поля. В первой серии опытов обезьян натренировали на различение двух фигур; затем эти же фигуры предъявляли на разном цветовом фоне, причем цвет был иррелевантным признаком. У нормальных обезьян с удаленной НВК введение цвета не повлияло на различение, но у животных с экстирпацией фовеальных отделов престриарной коры оно вызвало серьезные нарушения дифференцировки. В другой серии опытов обезьян тренировали на различение цветов, а затем к цветным стимулам добавляли фигуры. Хотя фигуры были разными, связанная с их формой информация оказалась избыточной, так как для различения по-прежнему достаточно было признаков цвета. После изъятия цветовых признаков различение стимулов у нормальных и височных обезьян стало хуже, чем у животных с удалением фовеальных отделов престриарной коры. По мнению Гросса [Gross, 1973a, 1973b], эти два эксперимента свидетельствуют о том, что фовеально-престриарные поражения нарушают избирательное внимание к существенным параметрам стимулов и вызывают рассеяние внимания.

Следует подчеркнуть, что при поражении фовеальных проекций в стриарной коре таких нарушений не наблюдалось. Следовательно, дело не в том, что удаление части престриарной коры прекратило поступление информации от фовеа, а в том, что механизм избирательного внимания способен действовать и тогда, когда информация поступает только через периферию поля зрения. Но на уровне престриарной коры операционные механизмы зрительного внимания связаны с фовеальными проекциями. Это понятно, если учесть, что

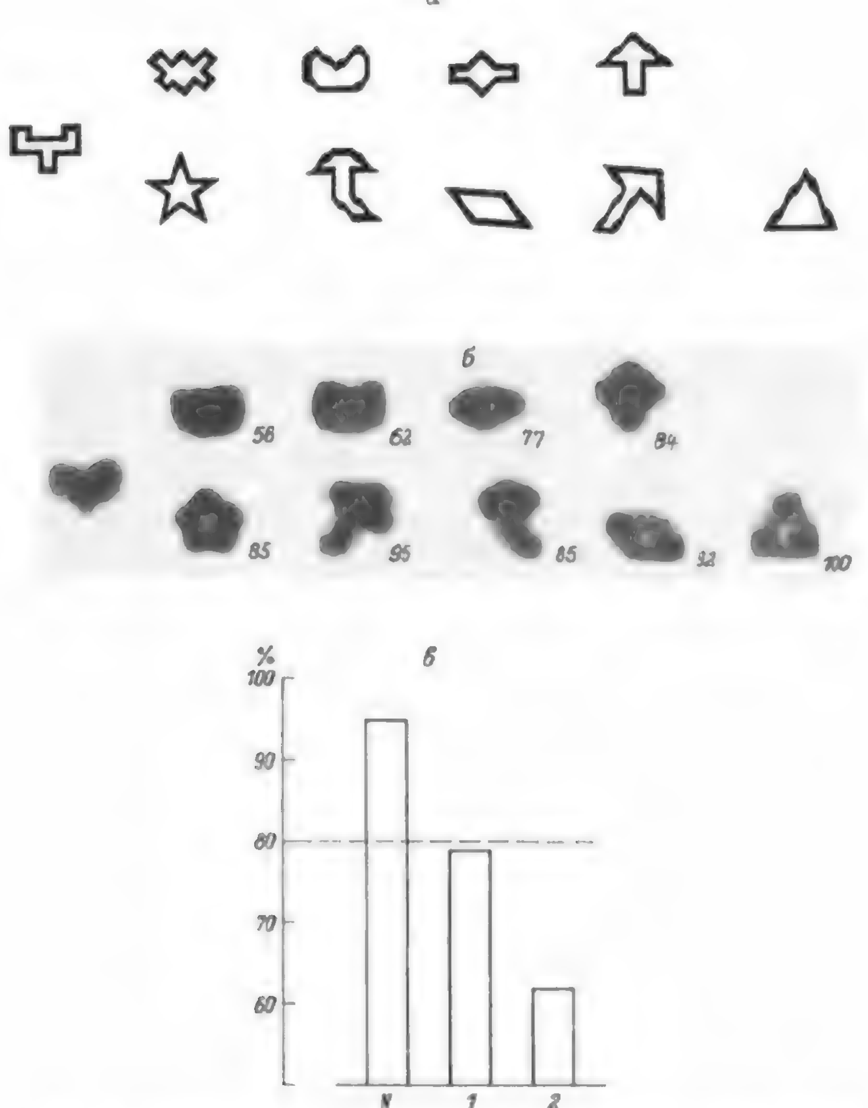


Рис. 73. Влияние удаления коры на различение зрительных стимулов кошкой [по: Праздникова и др., 1984]

На *а* и *б* слева — положительный стимул. *а* — набор стимулов; *б* — вид стимулов после снятия высоких ПЧ и доля, %, правильных выборов (цифры рядом с фигурами) после удаления стриарной коры; *в* — правильные ответы в норме (N), после удаления стриарной (*1*) и престриарной (*2*) коры

простейшим проявлением зрительного внимания является изменение фовеальной фиксации глазными движениями; во всяком случае, при этом акт внимания можно проследить во внешнем поведении.

О связи престриарной коры, а именно зоны V_4 (а также НВК), с избирательным вниманием свидетельствуют также следующие опыты [Moran, Desimone, 1989]. Обезьяны были натренированы обращать внимание на стимулы в одном положении в зрительном поле и игнорировать их в другом. Нейроны V_4 и НВК отвечали, когда их РП было спроецировано на первое положение. Нейроны стриарной коры нечувствительны к вниманию. Можно предположить, что часть нейронов V_4 служит для отфильтровывания той информации, которая не входит в наше сознание.

3. ХАРАКТЕРИСТИКИ НЕЙРОНОВ ПРЕСТРИАРНОЙ КОРЫ

Результаты исследований на кошках [Hubel, Wiesel, 1969; Spear, Baumann, 1975; Camarda, Rizzolatti, 1976] показали, что поля ЛССО, по данным одних авторов, имеют характеристики, приближающие их к затылочным полям, по данным других — к тектальным полям. Последние настроены на низкие ПЧ и высокие временные, т. е. нейроны тектума способны выделять большие объекты, движущиеся с высокой скоростью. Физиологические данные соответствуют приведенным выше морфологическим, согласно которым в престриарную кору ведут пути как из стриарной коры, так и из подушки. Пока еще нельзя уверенно сказать, имеются ли в ЛССО два разных типа полей, или же геникуло-стриарные и тектально-пульвинарные характеристики существуют в одном типе.

Наиболее полно изучены РП зоны Клэра—Бишопа — средней из трех зон в ЛССО, проекции каждой из которых независимы [Palmer et al., 1978]. Хьюбел и Визел [Hubel, Wiesel, 1969], первыми исследовавшие эту зону, пишут об озадачивающей невозможности приписать полям этой зоны какую-либо функцию. Судя по всему, эти поля по своей организации близки к сложным и сверхсложным полям зрительной коры: у большинства из них хорошо выражены тормозные фланги. Простых полей в зоне Клэра—Бишопа нет. Поля обладают дирекциональной и ориентационной чувствительностью, хотя последняя выражена хуже, чем в проекционной коре. Прямых данных нет, но косвенные свидетельствуют о существовании в зоне Клэра—Бишопа столбов. Прослежена ретинотипическая организация как этой, так и других зон ЛССО [Palmer et al., 1978]. Изучена зависимость между размерами полей и их эксцентриситетом (см. рис. 72).

Исследования пространственно-частотных свойств полей дали следующие результаты [Шелепин, 1982]. Примерно 40% всех нейронов отвечали в довольно широком диапазоне ПЧ, и при самой низкой частоте у них не наблюдалось снижения ответа (рис. 74, *а*). У остальных нейронов ПЧХ были близки по форме таковым хорошо изученных клеток затылочной коры, но у большинства нейронов зоны Клэра—Бишопа были добавочные пики (рис. 74, *б*). Если судить по отдельным наиболее выраженным пикам в ПЧХ у тех клеток, где они есть, то у этих пиков те же характеристики,

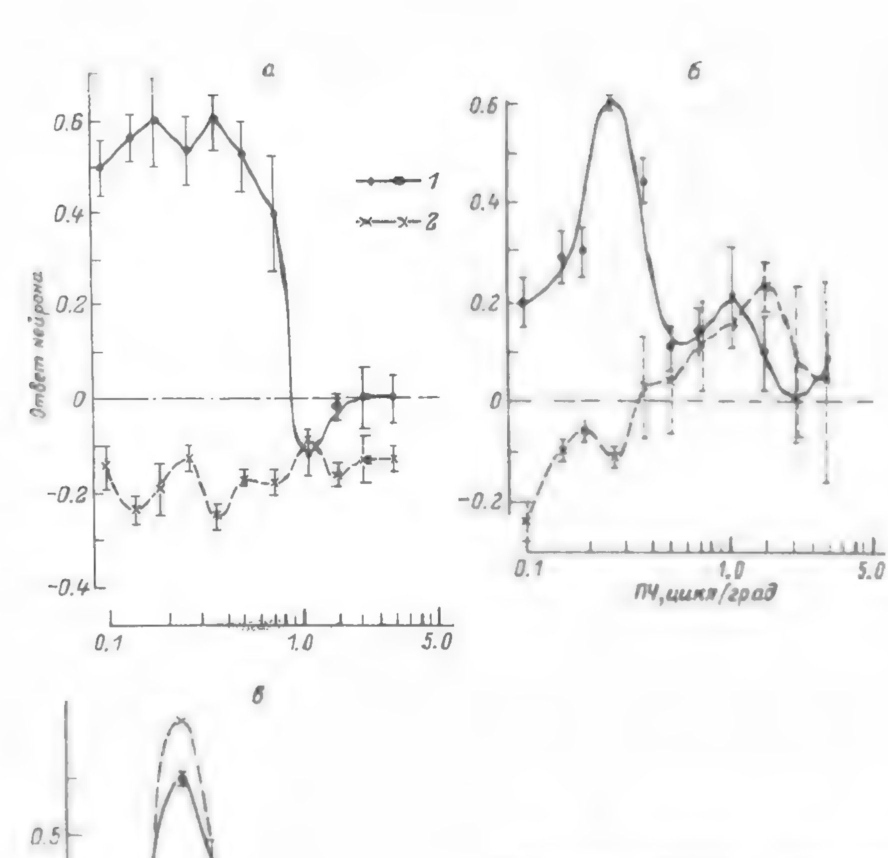


Рис. 74. Различные типы РП престриарной коры (ЛССО) кошки [по: Шелепин, 1982].

а и *б* – ПЧХ двух нейронов, построенные при оптимальной ориентации тестирующих решеток (*1*) и при ортогональной ориентации (*2*); ответ нейрона определяли как логарифм отношения вызванной импульсации к фоновой. *в* – ответ на решетку, покрывающую все поле (*1*) или часть его (*2*).

что и у ПЧХ нейронов стриарной коры. Так, ширина полосы пропускания равна (1.48 ± 0.60) окт, что сравнимо с данными для простых (1.59 ± 0.54) и сложных (1.63 ± 0.55) полей 17-го поля [Глезер и др., 1979]. Поля ЛССО более низкочастотны, чем затылочные РП. Возможно, это объясняется участием в их образовании тектальных РП.

Большая величина полей, наличие более чем одного пика в их частотной характеристике или вообще широкий диапазон частот, на которые отвечает нейрон, говорят о том, что поля ЛССО составлены путем пространственной конвергенции полей предыдущего уровня. Об этом же наглядно свидетельствует следующий факт. Если раздражать решетками не все поле, а только его часть (это достигается с помощью маски, покрывающей все поле, кроме небольшого его участка), то поле, отвечавшее раньше на все частоты, теперь приобретает узкополосную характеристику. Если же поле имело сравнительно узкополосную характеристику, то оно становится еще уже (рис. 74, *в*). Напомним, что у стриарных нейронов ограничение размера поля всегда ведет к расширению ПЧХ.

У приматов, как и у кошек, свойства нейронов, судя по сравнению размеров РП в стриарной и престриарной коре, являются производными от нейронов зоны V_1 [Desimone, Schein, 1987].

Исследования характеристик ответов нейронов престриарной коры у приматов дало более четкие представления об их функции, чем у кошек. Впервые представление о существовании параллельных каналов, каждый из которых служит для описания отдельных свойств изображения, было сформулировано на основании психофизических и поведенческих экспериментов в нашей лаборатории [Глезер, 1966]. Исследования нейронов показали, что этот процесс начинается уже в престриарной коре [Ungerleider, 1985]. Согласно ряду работ Зеки [Zeki, 1973, 1978, 1983a, 1983b], V_2 служит для передачи сведений об ориентации, V_4 — цвета, *MT* — направления движения.

Очень интересными и важными для нас являются работы фон дер Хейдта с соавторами [von der Heydt et al., 1984; von der Heydt, 1987; von der Heydt, Peterhans, 1988]. Они показали, что нейроны зоны V_2 на первый взгляд схожи с таковыми V_1, только их РП гораздо больше. Но это только на первый взгляд. Нейроны зоны V_2 в отличие от V_1 отвечают не только на полосы или края определенной ориентации, но и на так называемые аномальные контуры (рис. 75, *а*), которые по существу являются границами между текстурами. Это позволяет думать, что на нейроны зоны V_2 конвергируют цепочки сложных нейронов зоны V_1 с тормозными флангами, выделяющие границу между текстурами (см. гл. V и рис. 70). Можно возразить, что «аномальные» контуры на рис. 75, *б*, *в* не являются границами между текстурами, но в модельных опытах [Ginsburg, 1976] было показано, что для подобных изображений в случае Фурье-разложения контур действительно выделяется первыми гармониками.

Зеки утверждает, что нейроны зоны V_4 отвечают на разные цвета и обладают свойством константности цвета. Этот результат был оспорен в работе Дезимоне с соавторами [Desimone et al., 1985], которые считают, что нейроны зоны V_4 не являются узконастроенными детекторами цвета, хотя тоже предполагают, что нейроны могут участвовать в феномене константности цветовосприятия. В этой и другой работе [Desimone, Schein, 1987] авторы показали, что нейроны зоны V_4 чувствительны к форме. В этом отношении

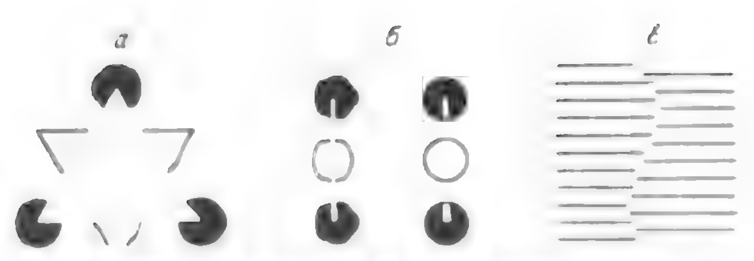


Рис. 75. «Аномальные» контуры [по: von der Heydt, Peterhans, 1988]. Объяснение в тексте

представляет интерес следующий факт, полученный при исследовании ответов на пространственные частоты. Ответ на неограниченную решетку меньше, чем когда решетка стимулирует только центр РП, но ответ может быть фасилитирован другой частотой на периферии РП.

4. ФУНКЦИИ НЕЙРОНОВ ПРЕСТРИАРНОЙ КОРЫ

На основании всего изложенного выше выдвигается следующая гипотеза. Не все звенья ее экспериментально обоснованы, но все же существует достаточно фактов для ее обсуждения. Нейроны престриарной коры служат для выделения и описания изображений, образованных текстурами, в отличие от нейронов стриарной коры, которые анализируют распределение контраста. Таким образом, входом для нейронов модулей стриарной коры являются on- и off-нейроны НКТ, для престриарной коры — сложные нейроны стриарной коры. (Согласно последним данным, полученным в лаборатории Н. В. Праздниковой, основную роль играют сложные нейроны стриарной коры, а не других областей). Нейроны зон V_2 и V_4 (о V_3 почти ничего не известно) также образуют модули. РП нейронов модулей гораздо больше по размеру РП стриарной коры. Предметы реального мира в основном различаются по текстуре и имеют крупные размеры — несколько градусов или десятков градусов. Мелкие модули стриарной коры служат для полного описания. Например, ими может быть закодирован полностью любой элемент или мелкий объект, в том числе элемент текстуры.

Ранее была представлена схема выделения подобраза — участка определенной конфигурации, занятого однородной текстурой (см. гл. IV). Каким образом для нее подбирается модуль с РП соответствующего размера? Предложим сугубо гипотетическую схему. Предположим, что модули престриарной коры содержат два типа нейронов. Нейроны первого типа суммируют возбуждения от сложных стриарных нейронов двумерной ПЧ (частоты и ориентации), лежащих в пределах РП модуля, с помощью селективных цепочек, описанных Гилбертом и Визелем [Gilbert, Wiesel, 1983]. Наибольший ответ дадут те нейроны престриарного модуля, РП которого ближе к

по размеру и форме площади текстуры. Поля, по величине превышающие этот размер, дадут небольшой ответ. Реакция полей меньшего размера будет подавлена стимуляцией тормозной периферии [Desimone et al., 1985].

Согласно данным этих же авторов, участки, лежащие вне однородной текстуры и имеющие другой состав ПЧ, фасилитируют ответ нейронов модуля соответствующего размера. Те модули, в которые попадают две или более равноценные по силе текстуры, ответят слабее, чем модули, занятые однородной текстурой. В результате при появлении в поле зрения нескольких площадок, составленных разными текстурами, каждая площадка «подыщет» для себя модуль соответствующего размера, который даст наибольший ответ. Реакции остальных модулей в силу указанных выше причин будут меньше. В обработку на следующем уровне идут ответы наиболее сильно возбужденных модулей. Спектр возбуждений нейронов первого типа дает информацию о текстуре, заполняющей площадку. Нейроны второго типа являются аналогами линейных нейронов модулей стриарной коры и обладают определенными весовыми функциями. Они осуществляют базисное разложение формы площадки, к тому же подчеркнутой контуром. Но изображением в этом случае является узор возбужденных сложных нейронов стриарной коры. По-видимому, нейронами второго типа являются нейроны, отвечающие на «аномальные» контуры. Эти нейроны пока еще мало изучены.

В ряде случаев предмет характеризуется однородной текстурой, в этом случае подобраз является образом предмета. Но большей частью предмет состоит из участков, заполненных разными текстурами. Можно предположить, что в этом случае подбор крупного модуля престриарной коры осуществляется стереоскопическими, дирекциональными механизмами или с помощью обратных связей от высших отделов зрительной системы, о которых будет идти речь ниже и которые открывают ограниченное по размеру «окошко» избирательного внимания.

Сильным свидетельством в пользу развиваемых здесь представлений являются эксперименты [Sprague et al., 1977, 1980, 1981; Hughes, Sprague, 1986], которые вкратце можно описать следующим образом (рис. 76). Кошки были обучены различать ориентации 45 от 135°. Интактные животные производили выбор на основании штрихов. После разрушения 17-го и 18-го полей выбор производился по ориентации рядов, образованных штрихами, т. е. по ориентации текстурных элементов, описываемых экстрастриарной корой. Информация в этом случае могла поступать из 19-го поля или по ретинотектальному пути.

Предложенная схема работы престриарных РП имеет, как нам кажется, большую объяснительную силу. Во-первых,

Рис. 76. Стимул, составленный из штрихов, перпендикулярных рядам [по: Sprague et al., 1980].

значительную часть РП проекционной коры составляют нелинейные поля, которые не могут дать полное описание изображения, так как теряют весьма существенную компоненту в описании сигнала — фазу (фаза передается только линейными полями, но составленные ими модули невелики и могут описывать лишь мелкие элементы). Однако психофизические исследования зрительного восприятия свидетельствуют о том, что мы воспринимаем изображения любой величины без потери фазы. Предлагаемая нами гипотеза устраняет это противоречие. Нелинейные поля проекционной коры служат для сегментации зрительного поля — в этом их одна функция. Затем выделенные ими сегменты любой величины полностью описываются модулями соответствующего размера престриарной коры; причем большие размеры полей в этой области коры позволяют им описывать элементы даже очень больших размеров.

Во-вторых, в нашей схеме учитывается преемственность обработки информации на разных уровнях. Обратим внимание еще раз на то, что нейроны престриарной коры описывают не реальное изображение, а распределение возбуждений на клетках предыдущего уровня. Если бы они описывали реальное изображение, их функции были бы непонятны, и, судя по характеристикам РП, пришлось бы считать, что обработка информации здесь основана на иных принципах, чем на стриарном уровне. Действительно, в ПЧХ престриарных нейронов часто несколько пиков, или они очень широкополосны. Но если эти нейроны образуют базис для описания не исходного изображения, а паттерна возбужденных стриарных клеток, то наблюдаемую организацию престриарных РП следует ожидать. Тогда РП престриарной коры настроены на выделение разных ПЧ «изображения», составленного возбужденными нейронами, каждый из которых в свою очередь описывает одну из ПЧ в реальном изображении на входе глаза.

Необходимо подчеркнуть обстоятельство, без выяснения которого трудно будет понимать как рассматриваемую гипотезу, так и следствия из нее. Мы не знаем точно, какой базис используют модули престриарной коры, но предполагаем, что он пространственно-частотный по отношению к форме выделяемого ими элемента. Это означает, что при описании элемента информация о его форме и заполненности (текстуре) разделена, подобно информации о форме цветных элементов и о цвете, их заполняющем [Бертулис, Глезер, 1984, 1990]. Сведения о форме элемента передаются низкими ПЧ, которые лежат, если судить по размерам реальных зрительных объектов, от 0.01 цикл/град и выше. Эти частоты не измеряются при обычно принятой процедуре получения ПЧХ глаза, когда пороговый контраст определяют с 0.2—1.0 цикл/град.

Для описания формы фигуры ее текстурное заполнение несущественно, но в понятие «форма» помимо внешних очертаний площадок, занятых однородными текстурами, могут входить изменения текстур, а также внутренние контуры, образованные субэлементами. Например, белоокрашенная дверь в темной стене выделяется однородной светлой текстурой, но в ней видны также линии, раз-

граничивающие косяк, раму, филенки. Эти элементы описываются либо нейронами НКТ как контура на границе перепада яркостей, либо стриарными сложными нейронами. Наконец, текстура никогда почти не бывает совершенно однородной, и ее изменения также кодируются нейронами престриарной коры. Такие субэлементы образуют общий паттерн и описываются вместе с основным элементом престриарными модулями. Таким образом, информация о форме представлена одинаково как для крупных, так и для мелких элементов: в виде пространственно-частотного спектра реального изображения. Итак, в-третьих, для выделения фигуры из фона (для сегментации зрительного поля) и для описания ее наша гипотеза предлагает единый механизм.

Глава VII

ДВА ОСНОВНЫХ МЕХАНИЗМА ЗРЕНИЯ

1. ФУНКЦИИ НИЖНЕВИСОЧНОЙ КОРЫ У ОБЕЗЬЯН И ЕЕ ГОМОЛОГА У КОШЕК, А ТАКЖЕ ЗАДНЕТЕМЕННОЙ КОРЫ У ЭТИХ ЖИВОТНЫХ

После выяснения того, как представлена информация в проекционных центрах зрительной системы, попробуем поставить вопрос, как эта информация используется высшими зрительными центрами. Эта проблема имеет несколько аспектов. Перечислим главные.

Сведения, извлеченные из полного описания объектов внешнего мира, позволяют классифицировать их. Классификация — очень вырожденное описание [Глезер, Цуккерман, 1961], она совершается с помощью минимального числа сложных признаков [Глезер, 1966]. Но классификация — не единственный механизм зрения. Одновременно происходит отнюдь не вырожденное, но, напротив, полное описание предметов внешнего мира с их деталями и пространственными соотношениями как между деталями внутри предметов, так и между самими предметами [Глезер, 1966, 1978]. Этот аспект зрительного восприятия, как указывалось во Введении, не менее важен, чем первый. Наша задача — раскрыть нейрофизиологические механизмы этих операций. Каким образом из простых признаков, выделяемых врожденными механизмами проекционных отделов зрительной коры, образуются в результате обучения сложные, позволяющие классификацию образов? Как обеспечивается инвариантность образа? В каком соотношении находятся сложные и простые признаки с механизмами описания пространственных отношений? Осуществляются ли эти операции единой конструкцией или их несколько? Такая постановка задачи говорит скорее о желаемом, чем о достигнутом. Но все же существуют данные, на основании которых можно сделать ряд выводов и предположений.

Необходимость выделения двух механизмов описания зрительного мира сформулирована на основании ряда фактов [Глезер, 1966], которые известны каждому из повседневного опыта. Но их легче осмыслить, рассмотрев результаты следующих простых экспериментов. Первый вариант эксперимента состоял в том, что наблюдателю в условиях ограниченного времени экспозиции показывали контурные фигуры либо хорошо знакомых предметов, либо составленных из таких же линий незнакомых конфигураций (рис. 77). Специальное внимание обращали на то, чтобы не возникало последовательных образов, из которых можно было бы извлекать информацию по окончании предъявления фигуры. Когда показали знакомые наблюдателям изображения, они легко

Рис. 77. Различия в видении знакомых (а) и незнакомых (б) наблюдателю фигур.

опознавали даже 2—3 одновременно предъявляемые фигуры. Но когда на такое же время демонстрировали не встречавшиеся ранее конфигурации, воспроизвести их было крайне трудно. Лишь 2 из 10 наблюдателей смогли повторить несложный рисунок, состоявший из четырех одинаковых отрезков прямых линий (типа буквы). Чем больше знакомых элементов в фигуре, тем легче ее воссоздать.

Во втором варианте эксперимента было показано, что при кратковременных предъявлениях, несмотря на то что наблюдатель легко опознает знакомое изображение, он не воспринимает его деталей. Дело не только в том, что он не может сказать, были ли усы на предъявленном ему изображении лица, или в каком положении был хвост у собаки (это еще можно объяснить: усы и хвост — отдельные образы, а число воспринимаемых за один акт опознания образов ограниченно, и образы обычно опознаются последовательно [Глезер, Невская, 1964]), а в том, что наблюдатель не может также сказать, были ли все лучи в многолучевой звезде одинаковой величины, или один из лучей был смещен относительно симметричного положения.

К аналогичному выводу пришли позднее американские психологи. Они показывали наблюдателям фигуры типа амебы. Если такой рисунок предъявляли на короткое время, его нельзя было отличить от подобных фигур, расходящихся с ним в малых деталях. Этот факт Рок [Rock, 1980] объясняет с точки зрения психологии: чтобы произошло правильное восприятие формы фигуры, ее следует когнитивно проанализировать или «описать» (кавычки автора), а это требует внимания; если фигура достаточно сложна, а внимание направлено на схватывание общей формы, а не нюансов ее, то они не будут восприняты.

Наша задача — описать этот процесс терминами нейрофизиологии. Первым шагом в этом направлении является понимание, что восприятие сложной фигуры в целом и описание ее деталей и их соотношений совершаются разными механизмами. Оба рассмотренных выше опыта прямо свидетельствуют о том, что помимо механизма опознания образа, т. е. такой зрительной формы, которая известна наблюдателю в результате зрительного обучения, существует и другой. В первом эксперименте этот механизм служил для описания пространственных отношений между элементами незнакомой конфигурации; во втором из-за дефицита времени он не сработал, и взаимоотношения между элементами даже знакомой фигуры не были уточнены.

На основании клинических данных было высказано предположение [Глезер, 1966], что оба этих механизма локализованы в

разных областях коры: механизм классификации — в НВК, механизм описания пространственных отношений — в ЗТК. У человека поражение нижневисочной области ведет к зрительной предметной агнозии (неузнаванию предметов) [см. обзор: Кок, 1967]. Клинические наблюдения соответствуют физиологическим результатам: еще в 30-х гг. Клювер и Бюси [см. обзор: Gross, 1973a, 1973b] обнаружили, что удаление нижневисочной области у обезьян ведет к утрате зрительного узнавания. Теменная кора связана с пространственным зрением. При поражении ее у человека возникает пространственная агнозия [см. обзоры: Кок, 1967; Тонконогий, 1973; Меерсон, 1982].

В ряде работ, выполненных на протяжении нескольких лет, Мишкин с соавторами и другие исследователи [см. обзоры: Mishkin, 1972, 1982; Lynch, 1980; Mishkin et al., 1983], используя поведенческие методы на обезьянах в сочетании с экстирпациями различных отделов коры и методами метаболического и анатомического картирования, показали, что предметное зрение локализовано в НВК, а пространственное зрение (установление положения предметов) — в ЗТК.

К этим представлениям близка (но не тождественна им!) гипотеза о двух зрительных системах [Schneider, 1969]. В опытах Шнайдера было показано, что экстирпация стриарной коры у хомячков приводит к тому, что животное не может выбирать между зрительными объектами, однако сохраняет ориентацию в пространстве (например, при передвижении оно обходит препятствия). После разрушения тектума теряется способность к ориентации, но зрительное различение фигур сохраняется. Отождествить эту гипотезу с гипотезой о двух механизмах представляется невозможным по двум причинам. Во-первых, стриарная кора и тектум — не конечные области локализации функции опознания и пространственного зрения, но промежуточные инстанции к ним. Во-вторых, как будет показано далее, у более высокоорганизованных животных, чем хомячки, поступление информации о пространстве не может быть связано с ретинотектальной проводящей системой.

Об этом свидетельствуют данные Мишкина и его сотрудников [см.: обзор: Mishkin et al., 1983], показавших, что именно стриарная кора у обезьян является источником двух мультисинаптических кортико-кортикальных путей. Один из них идет вентрально, связывая стриарную, престриарную и нижневисочную кору (предметное зрение), другой — дорсально, соединяя стриарную, престриарную и нижние теменные области (пространственное зрение).

Рис. 78. Роль НВК и ЗТК в зрительном опознании [по: Яковлев, 1983]

а — локализация разрушений у обезьян в нижневисочной (*I*) и заднетеменной (*II*) коре; *б* — стимулы (*вверху*) и примеры их преобразований; *в, г* — выбор положительного стимула при изменениях ориентации стимула (*в*) или его размера (*г*) у интактных обезьян (*1*) при разрушении ЗТК (*2*) и НВК (*3*), *по оси абсцисс*: на *в* — угол поворота фигур (штрихами обозначены зеркальные преобразования), на *г* — угловой размер стимулов (размер выученных фигур 8°), *по оси ординат* — выбор положительного стимула

I

1 2 3 4

а

II

1 2 3 4

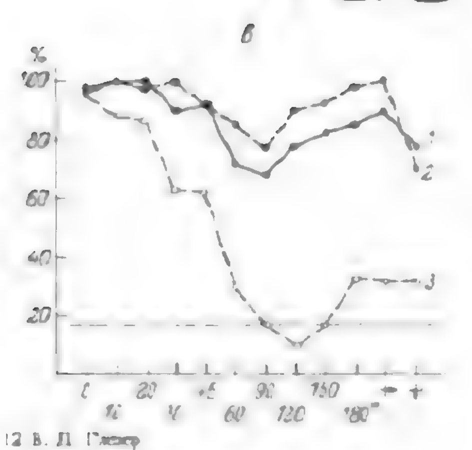
1 2

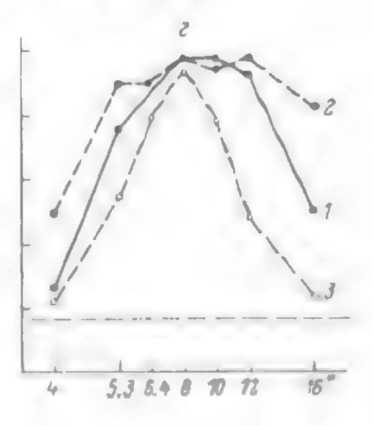
3 4

1 2

3 4

б





В ряде работ, выполненных в нашей лаборатории, было показано, что в НВК локализовано инвариантное описание предметов. Предпосылкой для возникновения некоторых простейших типов инвариантности является организация модулей стриарной и (предположительно) престриарной коры. Независимо от положения и удаления объекта подобранные по соответствующей величине и положению на сетчатке модули дают одинаковый узор возбуждений линейных нейронов, поскольку гармонический состав модулей одинаков. Спектр изображения инвариантен к таким преобразованиям, как величина и положение. Номер (адрес) модуля дает сведения о положении и величине.

Остановимся на работах, выполненных в нашей лаборатории, которые, с нашей точки зрения, являются решающими для доказательства, что функцией механизма, локализованного в НВК, является инвариантное опознание образов, а функцией механизма, локализованного в ЗТК, — конкретизация, полное описание образа [Яковлев, 1983; Глезер и др., 1984; Праздникова и др., 1985, 1989; Данилова и др., 1987]. Эксперименты были поставлены на трех группах обезьян: 1-я была контрольной (животные оставались интактными), у обезьян 2-й группы двусторонне удаляли нижний висок, у животных 3-й — заднее темя (рис. 78, *а*). У всех обезьян методом пищевых двигательных условных рефлексов вырабатывали зрительную дифференцировку: обучали находить одну положительную фигуру среди шести, предъявлявшихся одновременно (рис. 78, *б*). За критерий обучения принимали уровень 90% правильных ответов в 100 последовательных пробах. После упрочения дифференцировки вводили пробы, в которых все фигуры были одинаково преобразованы; например, в одной пробе все они были увеличены, в другой — уменьшены (рис. 78, *б*, *в*). В другой серии опытов в пробах меняли ориентацию фигур или делали преобразования зеркального поворота относительно вертикальной или горизонтальной оси (рис. 78, *б*, *г*).

Гипотеза о двух механизмах предсказывает поведение животного при таких пробах. При преобразовании выученной фигуры механизм инвариантности свидетельствует о том, что это та же фигура, а механизм конкретизации говорит об отличиях. Так как зрительная система не знает, чего от нее хотят, то естественно ожидать, что вследствие противоборства двух механизмов по мере увеличения отклонений от исходного изображения вероятность выбора положительной фигуры должна уменьшаться. Это действительно выявилось в эксперименте (рис. 78, *в*, *г*). Как же должна сказаться экстирпация виска или темени? Гипотеза предсказывает, что в первом случае инвариантность должна уменьшиться, во втором — увеличиться. Результаты опытов подтвердили это предположение.

При удалении НВК, хотя вероятность правильного выбора исходной фигуры осталась той же, даже небольшое изменение ее размера (всего на 25%) уменьшало вероятность правильного опознания ниже принятого критерия, а при изменении размера в 2 раза выбор осуществлялся на уровне случайного гадания. Аналогичную картину на-

блюдали и при поворотах фигур: уровень правильных ответов начинает снижаться сразу же с изменением ориентации и достигает уровня случайного гадания при повороте фигур на 90°. Близок к этому уровню и процент правильных ответов при зеркальных поворотах. После удаления НВК выработка дифференцировок была значительно затруднена, что соответствует данным других авторов [Mishkin, 1972; Gross, 1973a, 1973b]. В наших экспериментах для достижения выбранного критерия после удаления НВК животным потребовалось в 2.5 раза больше предъявлений стимулов, чем в норме.

Противоположные результаты наблюдались после экстирпации ЗТК. Независимо от того, производили ли выработку до или после операции, обезьяны опознавали положительный стимул при изменениях его размера и ориентации лучше, чем интактные животные. Особенно резко это проявлялось при больших изменениях размера. Вероятность правильного выбора после преобразования изображения увеличивается отчетливо и достоверно, хотя изменения выражены не столь сильно, как при экстирпации нижнего виска. Но это естественно, так как у интактных обезьян механизм инвариантности превалирует и влияние механизма конкретизации проявляется лишь в случаях значительных преобразований фигур. Объяснить это можно тем, что в реальной жизни животному необходимо прежде всего правильно опознать предмет. Обезьяны стоят на высоком уровне развития и воспринимают мир состоящим из предметов. У более низкоорганизованных кошек превалирование механизма инвариантности, как мы увидим далее, наблюдается не всегда.

Полученные результаты и вывод, сделанный на их основе, позволяют объяснить данные [Humphrey, Weiskrantz, 1969], которые не были объяснены авторами. Они показали, что у обезьян с разрушенной НВК исчезает возможность выбора объекта, большего по величине.

Позднее в короткой публикации Вейскранц [Weiskrantz, 1984] на основании опытов с удалением различных отделов коры (в том числе НВК и ЗТК) у обезьян пришел также к выводу о существовании раздельных, не связанных между собой механизмов, один из которых служит для хранения абстрактного образа, а второй связан с оценкой вариантов.

Более детальные и количественные результаты были получены в опытах Н. В. Праздниковой с соавторами на кошках [Праздникова и др., 1985, 1989; Данилова и др., 1987], позволивших охватить гораздо более обширную популяцию животных. У кошек исследовали те же параметры, что и у обезьян после удаления 21-го поля, дорсо- и вентролатеральной зон латеральной супрасильвиевой области (ДЛС и ВЛС) и ЗТК в разных комбинациях и разной последовательности удаления (рис. 79). По многочисленным морфологическим данным, гомологом НВК у кошек являются 21-е поле и ДЛС—ВЛС [Heath, Jones, 1971; Markuszka, 1978; Отеллин, Мешкенайте, 1984; Hughes, Sprague, 1986, и др.].

Если у интактных обезьян, как отмечалось выше, обычно превалирует механизм инвариантности, то у некоторых кошек, которые

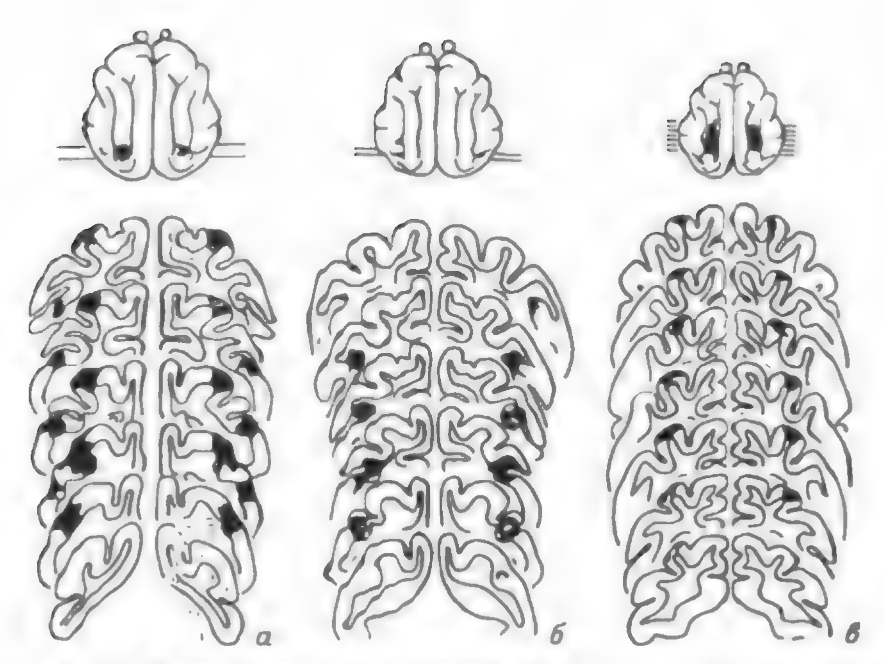


Рис. 79. Реконструкция места экстирпации и фронтальные срезы мозга в области поражения у кошек [по: Данилова и др., 1987]

а – удаление поля 21, *б* – удаление области ДЛС–ВЛС, *в* – удаление поля 7. *Зачерненные места* соответствуют областям удаления

вообще ближе к детекторному поведению, может преобладать механизм конкретного описания. (Под детекторным поведением подразумевается поведение, которое руководствуется выхваченными пространственными характеристиками объектов в отличие от поведения, основанного на восприятии образов предметов — см. Введение). У кошек с абсолютным превалированием инвариантности — на все стимулы доля (%) правильного ответа была одинакова — удаление 21-го поля дало тот же результат, что и удаление НВК у обезьян (рис. 80, *А*). Удаление 7-го поля у животных, которые до операции вели себя противоположно животным с превалированием инвариантного механизма, приводило к полной инвариантности ответов (рис. 80, *Б*). Специально выбранные полярные типы исходного поведения животных наглядно демонстрируют вывод о двух базисных механизмах. Оказалось, однако, что у кошек механизм инвариантности локализован не только в 21-м поле, но и в зонах ДЛС—ВЛС. Разрушение последних ведет к таким же результатам, как и разрушение 21-го поля (рис. 80, *В*).

Об этом же свидетельствуют следующие эксперименты. Экстирпация как 21-го поля, так и зон ДЛС—ВЛС ведет к исчезновению ответов на преобразованные стимулы. Дополнительное разрушение в обоих случаях 7-го поля ведет к восстановлению инвариантности (рис. 81). Это позволяет утверждать, что обе области

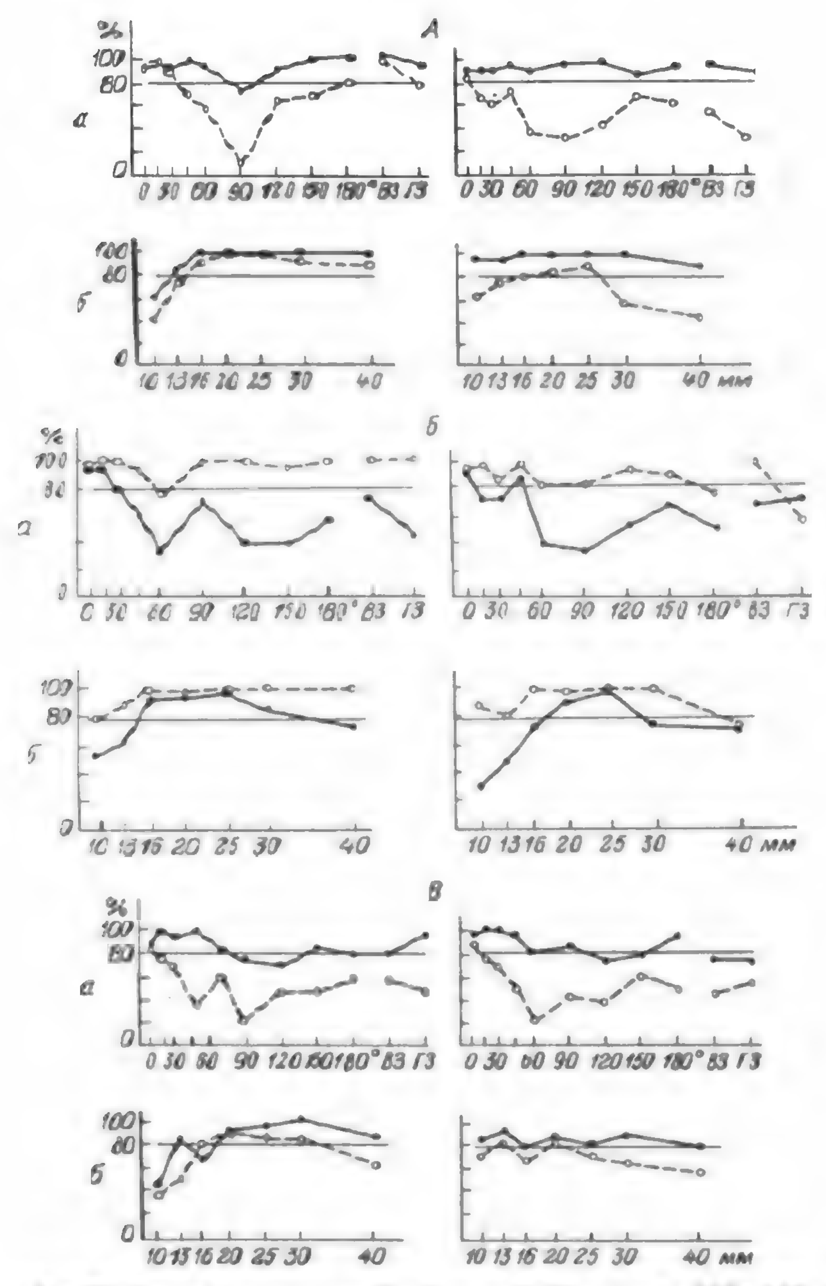


Рис. 80. Влияние удаления поля 21 (*А*), поля 7 (*Б*) и области ДЛС—ВЛС (*В*) коры головного мозга у шести кошек на опознание положительной фигуры в зависимости от изменения угла поворота и зеркального поворота относительно горизонтальной (*ГЗ*) и вертикальной (*ВЗ*) оси (*а*), а также от изменения размера (*б*) [по Данилова и др., 1987]

Сплошная линия — уровень опознания в норме, штриховая — после операции

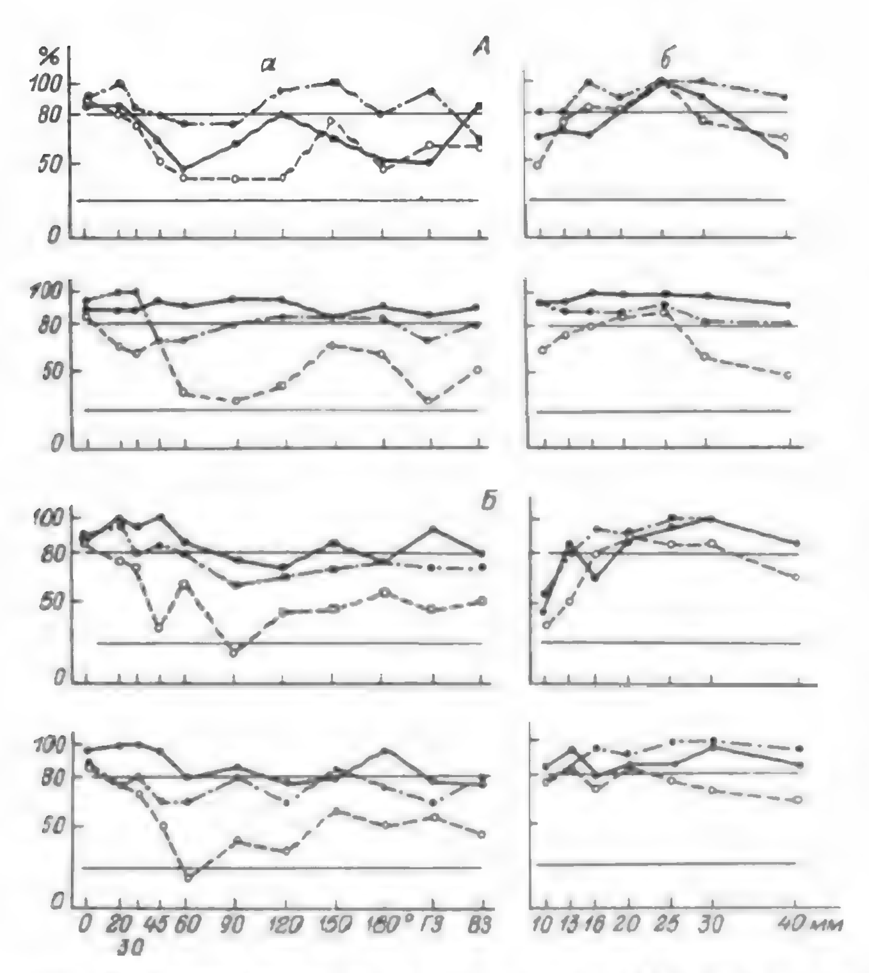


Рис. 81. Влияние разрушения поля 21 (А) или зон ДЛС—ВЛС (Б) и дополнительного разрушения поля 7 на опознание преобразованных стимулов у четырех кошек при повороте (а) и изменении размера (б) [по Праздникову и др., 1989]

Сплошная линия — исходный уровень опознания, штриховая — после удаления поля 21 или ДЛС—ВЛС, штрихпунктирная — после удаления поля 7, остальные обозначения те же, что и на рис. 80.

участвуют в создании инвариантного описания. Нарушение одной из них ведет к превалированию механизма пространственных характеристик, но после удаления последнего оставшаяся область вступает в действие.

Наблюдается еще один интересный факт, выявивший роль последовательности разрушений 21-го и 7-го полей. В том случае, когда сперва разрушали 21-е поле, а затем — 7-е, инвариантность восстанавливалась (рис. 81). Но если последовательность была обратной (сначала разрушали 7-е, а затем — 21-е поле), то восстановления

не происходило. Этот факт можно трактовать только однозначно 7-е поле существенно для выработки инвариантного описания. Обсуждение этого вопроса станет возможным лишь после выяснения различий в механизмах врожденной и выработанной инвариантности в правом и левом полушариях.

Таким образом, разрушение заднетеменного механизма оценки пространственных отношений, конкретизирующего изображение, оставляет единственно функционирующим механизм инвариантного описания. Напротив, разрушение нижнего виска ведет к потере инвариантности. Но, по определению, инвариантность — основная характеристика образа, поскольку образ — код объекта, не меняющийся при естественных преобразованиях его изображения (имеются в виду проективные преобразования, т. е. такие, которые получаются при изменениях положения предмета относительно наблюдателя). Полученный результат далеко не тривиален. Мы еще вернемся к обсуждению этой проблемы. Здесь же заметим, что Мишкин, внесший наибольший вклад в исследование роли нижнего виска в поведении и отчетливо показавший необходимость этого образования для зрительной дифференцировки, неоднократно подчеркивал, что, по его мнению, пока еще нет данных для вывода о локализации описания образа в НВК.

На что же вырабатывается реакция после удаления НВК? Можно ли думать, что в теменной коре имеется неинвариантное описание изображения? Забегая вперед, скажем, что неинвариантное описание формы действительно существует, но не в теменной коре. События, разыгрывающиеся после удаления НВК, следует объяснить иначе. Обычно, отмечая восстановление сенсорных или поведенческих актов после удаления основного отдела, связанного с их осуществлением, говорят о пластичности нервной системы, ее викарной функции. Действительно, возможности мозга выйти из трудного положения очень велики. Однако это не означает, что после удаления одного отдела мозга другой принимает на себя его функции хотя бы в редуцированном виде. Возможность выработки после длительной тренировки условного рефлекса на фигуру обезьяной с удаленной НВК отнюдь не означает, что животное видит так же, как нормальная обезьяна.

Можно привести примеры из клиники поражений головного мозга. Больные с предметной агнозией, вызванной поражением НВК, не могут опознавать предъявляемый им предмет. Например, при показе ручки или расчески они не могут узнать их, но говорят, что это узкий предмет [[illegible], 1973], т. е. они воспринимают пространственные характеристики его. Знаменитый больной Гольдштейна и Гельба, которого обследовали на протяжении многих лет, узнавал предметы с помощью системы специально созданных им признаков, которые сводятся опять-таки к пространственному описанию. При исследовании этого больного методом последовательных образов оказалось, что у него отсутствуют образы квадрата, треугольника и других простейших геометрических фигур. Он видел лишь смутные пятна, в которых мог установить высоту, ширину и их соотношения.

Рис. 82. Простой (*а*) и сложный (*б*) алфавиты.

В обычной жизни он руководствовался подобными же выработанными им признаками; например, игральные кости он узнавал по черным пятнам на белом фоне.

Уместно будет привести следующее наблюдение Я. А. Меерсона в клинике Психоневрологического института им. В. М. Бехтерева. Обследовали больную с полной предметной агнозией. Несмотря на столь сильное страдание, она неплохо ориентировалась во внешнем мире, так что даже высказывались сомнения, не является ли она симулянткой или, по крайней мере, аггравантной. На самом деле это была интеллигентная женщина, научившаяся пользоваться теми сведениями, которые поставлялись сохранившимся механизмом описания пространственных отношений. Об этом можно было судить на основании следующего случая. Больной показали на висевший на стене портрет В. М. Бехтерева и спросили, что это. Она ответила правильно. Когда ее попросили объяснить, каким образом она узнала портрет, она сказала: «Струится», т. е. восприняла бороду на портрете как нечто струящееся. Отсюда она заключила, что это портрет мужчины с бородой. А чей портрет может висеть в стенах Института им. Бехтерева? Этот изощренный ход рассуждений умного человека позволяет понять, как обезьяны, у которых была удалена височная зона, «различали» изображения, отнюдь не воспринимая образы фигур, а пользуясь для выработки условного рефлекса их пространственными признаками. Этот механизм мы назвали ранее эталонным типом опознания [Зрительное..., 1975].

О том, что различение может происходить без формирования зрительного образа, свидетельствует также следующее. Во всех описанных выше экспериментах на обезьянах и кошках применяли один и тот же алфавит (см. рис. 78, *б*). Однако при алфавите, состоявшем из простых изображений, отличавшихся очень сильно между собой по ориентациям, углам и числу их, во-первых, выработка дифференцировок происходила гораздо быстрее, а, во-вторых, удаление 21-го поля и/или ВЛС—ДЛС не снижало уровня инвариантности (рис. 82). Аналогичное происходило и в том случае, если алфавит даже сложных изображений состоял всего из двух фигур. Этот результат можно объяснить тем, что в этих случаях для различения использовался простой признак (кривизна, ориентация и т. п.) и образ не вырабатывался. Этот результат был верифицирован в большом числе экспериментов. Он важен, поскольку свидетельствует о том, что нельзя делать выводы о свойствах зрительной системы, используя «простые» фигуры типа крест—круг, вертикальная и горизонтальная решетки, как это нередко делается.

В свете этих представлений становится понятным следующий экспериментальный результат [Mishkin, 1972]. Обезьяны, обученные зрительным дифференцировкам, сохраняют их после экстирпации НВК только в том случае, если их предварительно перетренировали.

Но именно перетренировка — условие перехода к «эталонному» типу опознания, для которого характерно исчезновение линейной зависимости между временем опознания и количеством полученной информации: время опознания одинаково при любом количестве задаваемой информации [Глезер, Невская, 1964; Зрительное..., 1975].

Теперь ясен и другой факт [Pribram, 1975]. Способность к зрительному обучению у животных с экстирпацией НВК зависит от трудности задачи. Если задание таково, что животное до операции научается его решению не более чем за 10 проб, то и после экстирпации оно сравнительно легко справляется с этим. Но с более трудными задачами, на которые нормальное животное затрачивает для научения сотни проб, животное после операции вообще не может справиться.

Наконец, в пользу предлагаемой гипотезы о роли ЗТК свидетельствуют данные, полученные В. В. Яковлевым [1983]. Обезьяны после экстирпации НВК гораздо легче обучаются дифференцировать одинаковые по форме, но разные по размеру или ориентации фигуры, чем разные по форме. Следовательно, после удаления механизма, служащего для описания формы, различение осуществляется механизмами, описывающими пространственные отношения.

В заключение остановимся на следующем результате. После совместного удаления 21-го поля, ДЛС—ВЛС и 7-го поля дифференцировка на исходный стимул сохраняется (рис. 83). Это свиде-

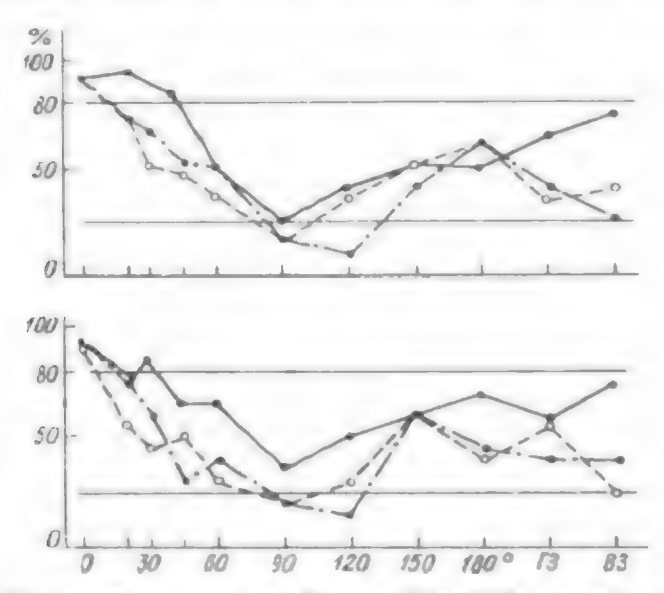


Рис. 83. Влияние удаления поля 21, зоны ВЛС—ДЛС и поля 7 на опознание преобразованных стимулов у двух кошек [по Праздникова и др., 1989].

Штриховая линия — после одновременного разрушения поля 21 и ВЛС—ДЛС; остальные обозначения те же, что и на рис. 81

тельствует о том, что в 21-м поле, ДЛС—ВЛС и, видимо, в НВК у обезьян локализован механизм инвариантного описания формы, т. е. то, что характеризует образ. Но различение конкретных изображений сохраняется. В настоящее время трудно сказать, за счет каких признаков и каких областей это происходит. В коре описано 13 ретинотопических областей [Tusa, Palmer, 1980]. Можно предполагать, что различение происходит за счет очень вырожденных признаков, а не по форме изображения. На этом основании трудно согласиться с выводом [Sprague et al., 1977; Spear et al., 1983], что 21-е поле и ЛССО не участвуют в описании формы, поскольку дифференцировка при их удалении сохраняется, тем более что в этих опытах применялись «простые» стимулы.

2. СООТНОШЕНИЕ ДВУХ ОСНОВНЫХ МЕХАНИЗМОВ

Обратимся еще раз к факту, который обсуждался выше. Экстирпация нижнего виска у обезьян, его гомолога у кошек или темени ведет к тому, что зрительное поведение осуществляется одним оставшимся механизмом. Об этом свидетельствуют увеличение инвариантности при удалении теменной коры и потеря ее при удалении нижневисочной. Но возможность осуществления заданного в обучении зрительного поведения после таких экстирпаций говорит о том, что в норме оба механизма одновременно вовлекаются в зрительное обучение. Какова же роль каждого из них в зрительном восприятии как целостном акте предметного мышления?

Наиболее ясной представляется роль механизма, формирующего образы. Образ — описание реального объекта, инвариантное к его возможным преобразованиям. Образ — наиболее важное зрительное обобщение и наиболее продвинутое в эволюционном плане достижение зрительной системы. Благодаря механизму описания образа мозг человека и высокоорганизованных животных способен видеть мир таким, какой он есть: состоящим из предметов. Следовательно, мозг может создать модель мира.

Такая возможность принципиально исключена у низших представителей эволюционного ряда животных [Глезер, 1975]. Хорошо исследованы детекторы лягушек [Lettvin et al., 1958] и рыб [Мантейфель, 1977]. Они выхватывают только те свойства предметов, которые непосредственно запускают ту или иную форму поведения животного. Таковы размер, элементы формы (не форма, а именно элементы ее; например, кривизна небольшого объекта для «детектора выпуклого края» или «детектора насекомого»), характеристики движения, цвет, контраст и т. д. У высших представителей эволюционного ряда позвоночных механизмы, выделяющие эти свойства предметов, тоже существуют. Но это не примитивные детекторы, а сложноорганизованные механизмы, локализованные в теменной коре и прилегающих к ней областях. Мы еще обсудим возможную конструкцию и функцию этих механизмов. Здесь же обратим внимание лишь на некоторые аспекты их роли.

У человека механизмы, позволяющие описывать размер, местоположение, наклон и другие пространственные свойства изображения, составляют отдельные, относительно независимые друг от друга каналы. Главная роль их — конкретизировать образы. Работая параллельно с основным каналом формы, они дают конкретное описание вариантов изображения, которое в канале формы инвариантно. Существование этих каналов доказано ранее, и работа их подробно описана [Глезер, 1966; Зрительное..., 1975; Леушина, 1978]. Функционирование этих механизмов базируется на информации, поставляемой РП подкорковых зрительных структур и затылочной коры. Например, оценка размера — результат сегментации зрительного поля на отдельные участки. Выделение участков, различающихся по контрасту, связано с функцией полей НКТ, а разных по текстуре — с функцией полей проекционной коры.

Выделение таких свойств предметов, как размер, движение, цвет и др., безотносительно к образам предметов имеет самодовлеющую ценность для организации сенсорного описания и поведения. На уровне отображения этих свойств также существует зрительное обобщение. Способность к обобщению по размеру, цвету и другим детектируемым свойствам известна давно, ее изучали многие исследователи начиная с работ Павловской школы. Обобщение проявляется в способности к переносу выработанных дифференцировок. Например, после того, как животное обучено выбирать больший из двух кругов, оно осуществляет перенос на два квадрата или другие фигуры разного размера.

Способность к переносу зрительных дифференцировок по размеру исследовала в нашей лаборатории Н. В. Праздникова на собаках и кошках. Оказалось, что у собак перенос утрачивается после разрушения определенной области во фронтальной части поля *P* теменной коры. Наиболее отчетливо это выражено, если одновременно разрушено поле T_1 — средняя часть супрасильвиевой извилины (рис. 84, *а, г*).

Особый интерес представляет изменение при удалении этой области теменной коры временных характеристик реакции — более тонкого показателя перестройки нервных механизмов, чем доля (%) правильных реакций [Зрительное..., 1975]. Мы еще неоднократно будем сталкиваться с тем фактом, что доля правильных ответов остается той же, в то время как характеристики ЛП реакций животного претерпевают существенные изменения.

Ранее было показано [Там же], что если перед животным стоит пространственная задача, например дифференцирование стимулов по размеру, то время условной реакции у интактных животных не зависит от числа стимулов в наборе. Так, время реакции одинаково, когда животное должно выбирать меньший круг из двух или четырех кругов разной величины. Однако после экстирпации ЗТК при выборе из четырех кругов ЛП становился больше, чем при выборе из двух. Таким образом, совершается переход к зависимости, характерной для дифференцирования изображений разной формы. Можно думать, что поведение животного теперь основано на работе другого —

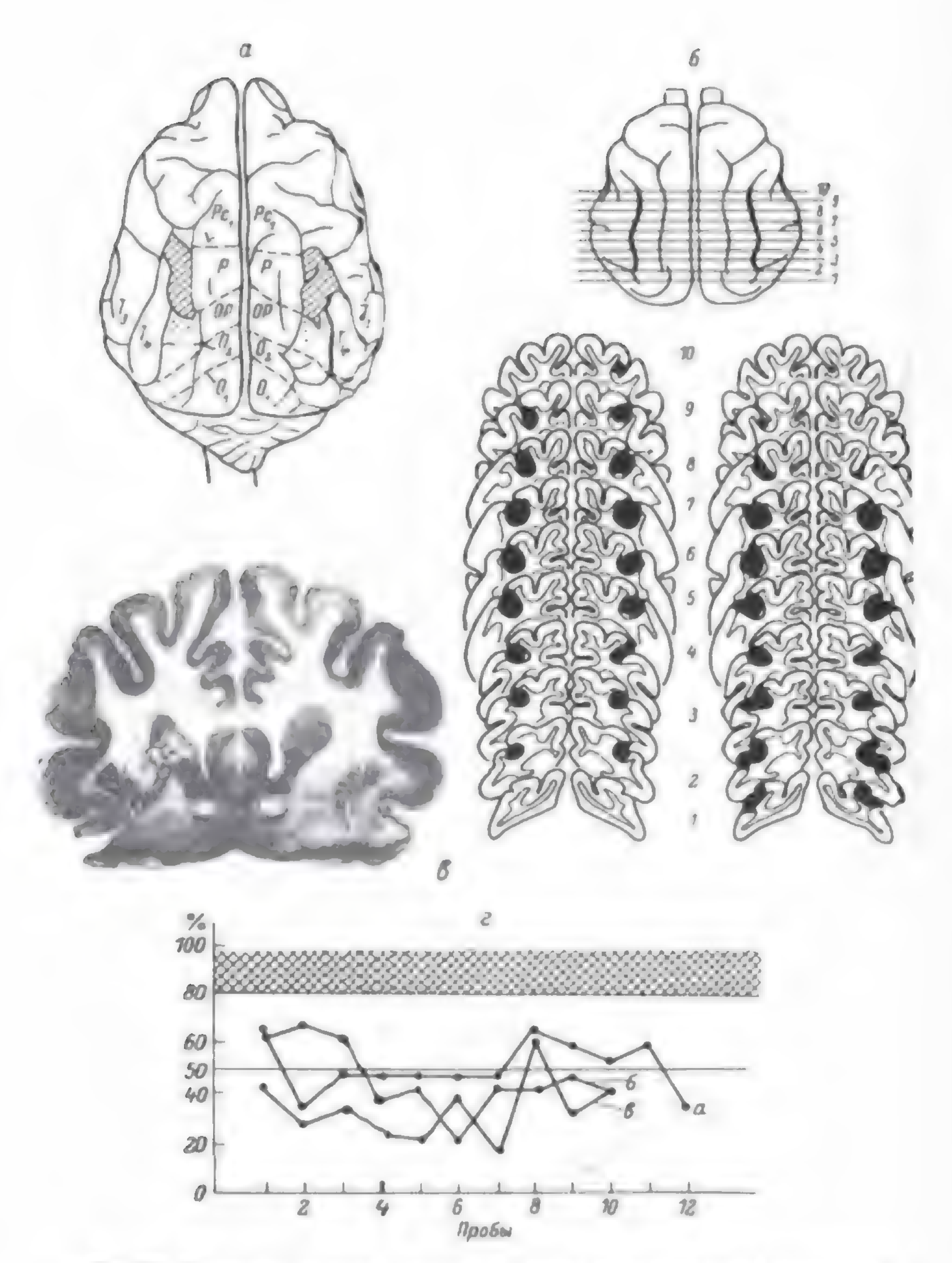


Рис. 84. Нарушения переноса дифференцирования по размеру после экстирпаций (по данным Н. В. Праздниковой и А. И. Горбачевской).

а–в — локализация поражений у собак в супрасильвиевой области (а), у кошек в зоне Клэра — Бишопа (б) и в области [illegible] ядра (в) — при которых [illegible] перенос дифференцирования по размеру; г — результаты проб с переносом, доля, %, правильных выборов у животных с экстирпациями по а, б и в (в норме перенос дифференцирования на новые фигуры [illegible] [illegible] [illegible] с вероятностью не ниже 80%).

нижневисочного механизма. Животное руководствуется теперь не пространственными признаками, детектируемыми в специальных каналах, а описанием формы. Это означает, что оно выбирает меньший круг не по признаку его величины, а большой и маленький круги воспринимаются им как две разные формы. Естественно, что при этом не может быть переноса по величине на другие фигуры. В таком утверждении можно усмотреть противоречие. Выше мы доказывали, что механизмы нижнего виска осуществляют инвариантное описание изображения. Теперь мы говорим, что нижневисочный механизм способен различать описания двух кругов разной величины. На самом деле противоречия здесь нет: как будет показано далее, инвариантное описание производит только левый висок, а правый может давать разные описания для одной и той же фигуры неодинаковых размеров.

Интересно, что у некоторых животных при очень небольшом участке поражения в области *P* потеря способности к переносу не сопровождалась изменением временной зависимости при дифференцировании размера. Это свидетельствует о том, что механизмы, обеспечивающие оценку размера и способность обобщения по размеру, локализованы хотя и близко, но в разных областях. Аналогичные результаты получены Н. В. Праздниковой на кошках (рис. 84, *б*, *г*). Животных до операции обучили различать стимулы по форме фигур, по размеру и по ориентации. При этом регистрировали время ответов на положительный стимул, когда его предъявляли либо самостоятельно, либо в паре с отрицательным, либо среди трех отрицательных. После разрушения зоны Клэра—Бишопа в глубине латеральной супрасильвиевой борозды (средняя часть ЛССО) все дифференцировки по форме, размеру и ориентации оказались сохраненными не только по числу правильных ответов. Значительно важнее, что не произошло изменений зависимости времени реакции от числа изображений. Прежней осталась также степень инвариантности при изменениях размера или ориентации фигур. Следовательно, удаленную область нельзя аналогизировать с теменной или нижневисочной корой. Оказалось, что у оперированных животных полностью утрачена способность к переносу дифференцирования по размеру (рис. 84, *г*). До операции у них была выработана дифференцировка на два круга, отличавшихся по диаметру в 2,5 раза; после операции она не пострадала, но при предъявлении других форм оперированные животные не могли выбрать фигуру соответствующего размера. Интактные кошки делали это легко.

В то же время перенос по размеру сохранился у кошек с разрушенным 21-м полем. Сохранение переноса по размеру при отсутствии различения формы (опознания образа) свидетельствует о том, что обобщение по пространственным свойствам — более древняя операция, чем инвариантное опознание образов. Для обозначения обобщения по пространственным свойствам или по цвету не следует употреблять термин «инвариантность». По определению, принятому в кибернетике, инвариантность — свойство объекта оставаться

неизменным по отношению к некоторым его преобразованиям. *Инвариантность образа отражает одну из наиболее высоких функций мозга — способность к предметному восприятию, к обобщению сложных объектов, составляющих мир, а обобщение детектируемых свойств — эволюционно более древний механизм.*

О том, что это более раннее эволюционное приобретение, свидетельствуют и другие опыты Н. В. Праздниковой [1966], в которых показано, что у рыб нет инвариантности к изменениям цвета: выработка различения красного круга от красного квадрата не дает переноса на зеленые круг и квадрат, и различение необходимо вырабатывать заново. Если после обучения нескольким дифференцировкам производить угашение для фигур, окрашенных в один цвет, то это не означает, что будут подавлены рефлексы на те же фигуры другого цвета. Таким образом, инвариантности к цвету у рыб нет и выработать ее не удается. В то же время у рыб есть обобщение по цвету. Если выработать у них различение красного квадрата от зеленого, то дифференцировка сохраняется при показе красного и зеленого кругов.

Разрушение стриатума у кошек также снимает возможность переноса дифференцировок по размеру (рис. 84, *в, г*), но инвариантное различение форм при этом не страдает. Основной функцией стриатума является сопряжение сенсорного сигнала с моторной реакцией [см. обзоры: Толкунов, 1978; Суворов, 1980]. Как видим, механизм, ответственный за обобщение по размеру, связан с моторным выходом; это сходно с тем, что наблюдается при детекторной организации зрительной системы у низших позвоночных.

Глава VIII

ОПОЗНАНИЕ ОБРАЗОВ: ФУНКЦИЯ НИЖНЕВИСОЧНОЙ КОРЫ

1. НИЖНЕВИСОЧНАЯ КОРА

Наиболее полные обзоры морфологической и функциональной организации НВК даны в работах Гросса [Gross, 1973a, 1973b] и Мишкина [Mishkin, 1972]. В первой публикации по НВК [Klüver, Bucy, 1937; цит. по: Тонконогий, 1973] показано, что после двустороннего удаления у обезьян области, лежащей на нижней поверхности височной доли, страдают зрительные узнавание, научение и память. Кроме того, отмечалось, что обезьяны становятся более послушными и пассивными; наблюдалось также ненормальное сексуальное поведение. Однако в дальнейших исследованиях было установлено, что незрительные аспекты синдрома Клювера—Бюси обусловлены повреждениями ринэнцефалических структур, в частности амигдалы, а нижний висок — чисто зрительная область. Это подтверждают и нейрофизиологические исследования. Так, по данным одной из работ [Desimone, Gross, 1979], все нейроны НВК (из внушительной выборки: почти 600 клеток) отвечали только на зрительные стимулы и ни один не реагировал на слуховые или тактильные.

РП нейронов НВК изучены недостаточно. Дело в том, что РП необходимо исследовать на анестезированных или, по крайней мере, обездвиженных животных, а при этом трудно подыскать стимул, который вызывал бы ответ. Кроме того, наблюдается привыкание к стимулу, так что иногда требуются перерывы до 30 с для возобновления импульсного ответа. Основные результаты, полученные при исследовании РП нейронов НВК, заключаются в следующем [Ibid.; Gross et al., 1979]. РП очень широко варьируют по размеру: от 1 до 60° и более, средняя их величина около 30°. Ретинотопические соотношения в отличие от предыдущих отделов зрительной системы полностью потеряны: у полей соседних нейронов разный размер, и проецируются они на разные участки зрительного поля. Все РП обязательно включают в себя фовеа и часто заходят в значительной степени в ипсилатеральную сторону, так что у большинства полей, судя по приведенным картам, фовеа приходится на середину РП. При этом нижневисочные поля сильно отличаются от престриарных, у которых фовеа расположена поблизости от края поля, если даже поле включает ее.

Отмечая полную потерю ретинотопической организации РП нижнего виска, все же необходимо иметь в виду, что, поскольку поля обязательно включают в себя фовеа, самые маленькие из них проецируются в центр поля зрения. О функциональной

организации РП пока ничего не известно. Более интересные результаты, полученные при исследовании ответов одиночных нейронов НВК, на неанестезированных животных в условиях свободного поведения не говорят об организации полей. Зато эти работы представляют интерес для понимания роли НВК в зрительном восприятии.

Некоторые авторы задавали вопрос: на что отвечают нейроны нижнего виска — на форму зрительного стимула или на выученную значимость его? Поясним сразу, что, с нашей точки зрения, такой вопрос неправомерен: во-первых, он предполагает, что восприятию формы обучаться не надо, во-вторых, значимость стимула отождествляется со способностью влиять на внешне наблюдаемое поведение животного, т. е. с моторной реакцией. Нет никаких оснований считать, что нейроны НВК способны видеть форму как таковую без сенсорного обучения. Психологические, поведенческие и модельные доказательства того, что образ как код формы возникает только в результате обучения, достаточно обсуждались ранее [Глезер, 1966], и о них мы еще будем говорить. Мы попытаемся ответить на вопрос, на что отвечают нейроны НВК, в следующем разделе, после обсуждения возможной схемы ее работы.

Напомним один факт из упоминавшейся уже нейрофизиологической работы [Rolls et al., 1982]. Нейроны переднего края таламуса реагировали на зрительный стимул только при повторном его предъявлении, а главное — независимо от задачи или двигательного поведения животного, т. е. ответ определялся только зрительным знакомством обезьяны с объектом. Очевидно, что реакции этих нейронов отражают обработку информации на той стадии, когда входящая информация сравнивается с запасенной в памяти. Но термин «запасать в памяти» синонимичен сенсорному обучению. Таким образом, следует ставить вопрос не о том, зависит ли активность нейронов НВК от формы или от выученной значимости изображений, а о том, определяется ли их ответ сенсорной или эффекторной значимостью стимулов.

В одной из первых по этой проблеме работ [Ridley, Ettlinger, 1975] был сделан вывод, что нейроны НВК связаны с поведением. Однако позднее другие авторы пришли к иному заключению, согласно которому активность нейронов НВК определяется самими зрительными сигналами, а не тем, подкреплялись ли они или нет. Наиболее четко это показано Сато с соавторами [Sato et al., 1980]. В одной серии опытов обезьян обучали выбирать два подкреплявшихся стимула из четырех. Применяли следующие фигуры: крест, треугольник (подкрепляемые стимулы), квадрат и круг (неподкрепляемые). Одновременно производили отведение от нейронов дорсолатерального отдела НВК. Никаких различий в ответах нейронов на подкрепляемые и неподкрепляемые стимулы не было обнаружено. Все обследованные нейроны разделили на три группы: к 1-й относили клетки, реагирующие только на одну фигуру из четырех, ко 2-й — на две или три фигуры, к 3-й — на все четыре фигуры. Ответы оказались инвариантны к преобразованиям изображений. Особенно

хорошо это было выражено у нейронов 1-й группы. Например, нейрон отвечает только на круги и не реагирует на крест, треугольник или квадрат, но ответ на круг не зависит ни от его величины, ни от контраста с фоном, ни от цвета. То же наблюдали в основном и у нейронов 2-й и 3-й групп.

Эти данные хорошо укладываются в теоретическую схему [Глезер, 1966], по которой должны существовать нейроны, выделяющие сложные признаки образа, инвариантные к различным преобразованиям изображения. В зависимости от того, какое место в кодовом дереве занимает сложный признак, соответствующий ему нейрон будет отвечать на одно или на несколько изображений.

Факт отсутствия разницы в поведении нейронов на подкрепляемые и неподкрепляемые стимулы примечателен. Он еще раз подтверждает точку зрения, согласно которой следует разграничивать сенсорную и двигательную сферу, сенсорное и двигательное обучение. Если говорится, что стимул биологически значим, то надо указать, к какой сфере это относится. Стимулы, которые незначимы для вызова двигательной реакции животного, оказались в описываемых опытах значимыми для вызова ответа нейрона НВК, т. е. эти стимулы воспринимались обезьяной как знакомый образ. Этот факт соответствует и результатам, полученным ранее в нашей лаборатории [Зрительное..., 1975]. Когда собаку обучали набору из четырех стимулов, из которых один подкрепляли, а три — нет, замена неподкреплявшихся стимулов меняла ЛП реакции, т. е. оказалось, что животное при обучении запомнило весь алфавит предъявлявшихся в данной ситуации изображений и сенсорно значимыми образами для него стали не только подкреплявшийся стимул, но и остальные три.

Гросс с соавторами [Gross et al., 1979] нашли, что некоторые нейроны НВК отвечают (одни — больше, другие — меньше) только при фиксации интересующего обезьяну объекта, т. е. когда животное обращает внимание на стимул. При свободном блуждании глаза эти клетки не реагировали, когда те же стимулы попадали на сетчатку. Остальные нейроны отвечали и в этих условиях.

В другой серии опытов обезьян приучали нажимать на рычаг при предъявлении определенной фигуры, но ее показ задолго предваряли предъявлением другой фигуры. Оказалось, что подавляющее большинство нейронов НВК реагировало на обе фигуры. Ответ их вызывается, следовательно, не тем стимулом, который имеет моторное значение, а полным зрительным комплексом. Наконец, в последней серии экспериментов исследовали поведение нейронов, когда стимул и условия внимания оставались теми же, но менялось значение стимула для вызова ответа. Обезьянам предъявляли либо два одинаковых стимула, либо два разных; на одинаковые обезьяна должна была нажимать один рычаг, на разные — другой. Разные нейроны при этом отвечали либо на один стимул из пары, либо на оба, но реакция не зависела от того, были ли стимулы одинаковыми или разными и какое движение производилось. Это можно объяснить тем, что НВК осуществляет классификацию изображений, а не

сравнение их. Последнее — функция ЗТК. Ответы нейронов не зависели также от того, правильно или ошибочно была выбрана поведенческая реакция.

Таким образом, можно сделать два важных вывода: нейроны НВК отвечают на сенсорное значение зрительного стимула, но не интересуются его значимостью для моторного поведения; нейроны нижнего виска неоднородны: одни реагируют на всякое появление объекта в поле зрения, другие — только в том случае, когда появление стимула сопровождается актом внимания.

Из ряда других работ [Mishkin, 1972; Delacour, 1977] следует также, что функции задней и передней НВК различны: первая из них более связана с восприятием, вторая — с памятью. Поведенческим данным хорошо соответствуют результаты работы Фустера и Жерве [Fuster, Jervey, 1981]. Обезьянам показывали стимул, затем после задержки в несколько секунд предъявляли одновременно несколько стимулов, среди которых обезьяна должна была выбрать тот, который показывали ей ранее. Одновременно записывали импульсацию одиночных нейронов НВК. Стимулами являлись пятна разных цветов, на фоне которых были видны значки (круг, крест и т. д.). Если обезьяну обучили так, что цвет пятна в сочетании с одним значком имел значение, а с другим — нет, то обнаруживались нейроны, которые реагировали на первое сочетание и не отвечали на второе. Такой нейрон реагирует не на отдельные характеристики стимула, как нейроны предыдущих уровней, а только на определенные сочетания его свойств, даже если эти свойства очень далеки друг от друга. Это как раз то, что типично для выученного образа. Одни нейроны отвечали только в моменты предъявления первого одиночного стимула и когда требовалось сделать выбор при предъявлении второго; другие продолжали реагировать и во время между предъявлением стимулов (или даже только в это время). Возможно, что функцией этих последних нейронов было помимо описания действующего изображения удержание его в памяти для последующего сравнения. Нейроны этого типа были сконцентрированы в передней части НВК.

Мияшита [Miyashita, 1990] в аналогичных условиях эксперимента описал такие же нейроны в передней вентральной височной коре, которая является последним связующим звеном между зрительной системой и гиппокампом. Эти нейроны реагируют избирательно на определенные стимулы, но ответ не зависит от их ориентации, величины, цвета или положения в пространстве.

Подытоживая эти результаты и сравнивая их с поведенческими экспериментами, описанными в предыдущей главе, мы можем утверждать, что механизмы, создающие инвариантность, действительно локализованы в НВК или в ее гомологе у хищных.

Значит ли это, что в НВК локализована память, т. е. что там хранится энграмма образа? Роллс [Rolls, 1985] на основании исследования ответов нейронов при опознании стимулов обезьянами утверждает, что НВК вовлечена только в краткосрочное хранение сигнала, но не в долгосрочную память. С последней, по-видимому,

связаны структуры, получающие информацию от НВК, а именно энторинальная кора и гиппокамп. Есть выходы и в другие отделы, связанные уже с разными поведенческими функциями, которые мы здесь рассматривать не будем.

На обезьянах не ставили опытов, в которых были бы одновременно удалены НВК и ЗТК. Аналогичные опыты на кошках, описанные в предыдущей главе, не являются доказательством в ту или другую сторону, поскольку у кошек есть много других зрительных областей. Они могут поставлять какую-то информацию, с помощью которой происходит различение.

Клинические наблюдения пациентов с предметной агнозией также не указывают на локализацию зрительной памяти. Утеря образов предметов может быть следствием разрушения путей к месту, где локализована энграмма. Мы вернемся к этому вопросу в конце следующего раздела.

2. ОПОЗНАНИЕ ОБРАЗОВ: ТЕОРИЯ И НЕЙРОФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ КОНСТРУКЦИЯ

Одной из основных характеристик опознания зрительных образов, которая известна давно [Глезер, Цуккерман, 1961; Глезер, Невская, 1964], является линейная зависимость количества полученной информации от времени опознания. Этот важный результат и вытекающие из него следствия описаны нами подробно ранее [Глезер, 1966; Зрительное..., 1975]. Резюмируем эту проблему, рассматривая ее с разных точек зрения: информационной, математической теории опознания и перцептронной модели, а также ВНД. Но прежде всего следует сказать несколько слов об истории вопроса.

Появление теории информации породило в науке о мозге большие надежды. Мозг служит для передачи информации. Появился инструмент количественного изучения этого процесса. Однако вскоре после первоначального увлечения возможностью применения теории информации к исследованию функций мозга наступило разочарование. Так, было показано [см. обзор: Леонтьев, Кринчик, 1961], что после тренировки линейная зависимость между количеством полученной информации и временем реакции выбора [Hick, 1952] меняется и даже исчезает. Это заставило многих авторов усомниться в возможности применения теории информации к биологическим системам и даже, более того, привело к отрицательному отношению к такому применению.

Уход от линейной зависимости возникает при перетренировке в условиях ограниченного алфавита за счет перехода ко второму базисному механизму. Поэтому на самом деле возражения основаны на прямом недоразумении, и мы попытаемся показать это как раз на примере изученной нами зависимости между временем опознания зрительного образа и количеством полученной информации.

Излагая основы теории информации, ее создатель Шеннон [Shannon, 1963] подчеркивал, что посылаемое сообщение, которое может быть оценено количественно в терминах математической теории связи, является сообщением, выбранным из некоторого множества возможных сообщений (разрядка Шеннона). Иными словами, алфавит сообщений должен быть фиксирован. Передатчик информации и приемник ее должны быть согласованы в том смысле, что они должны иметь общий алфавит. Приемник информации должен знать, из какого множества производить выбор. Следовательно, Шенноновская мера не игнорирует смысла и полезности информации. То, что содержится в приемнике, априорно ценно. Иначе зачем приемнику это запоминать? Отсюда следует необходимость выбрать такую процедуру изучения мозга, при которой устанавливается согласование между передатчиком — алфавитом сигналов и приемником — сенсорным отделом мозга. Такая процедура осуществлялась в наших экспериментах [Глезер, Цуккерман, 1961; Глезер, Невская, 1964; Глезер, 1966; Глезер и др., 1974; Зрительное..., 1975; Переработка..., 1982].

Из множества существующих в реальной жизни зрительных объектов составили набор из сравнительно небольшого числа рисунков (максимально их было 32, минимально — 3). Наблюдателей натренировали на опознание данного набора. Для каждого набора тренировка шла до тех пор, пока не достигалось устойчивой стабилизации времени опознания. Таким образом, согласование алфавита на входе зрительной системы с алфавитом, хранящимся в тех отделах ее, где принимается решение об образе, достигалось сенсорным обучением. За счет последнего наблюдатель переходил от алфавита изображений, определяемого его жизненным опытом, к задаваемому.

В этих условиях, чем меньше был алфавит изображений, тем меньше времени уходило на распознавание изображений, в него входящих. Оказалось, что в каждом алфавите, состоящем из определенного числа фигур, время опознания изображений пропорционально двоичному логарифму числа изображений в алфавите. Точки, отображающие зависимость времени опознания от двоичного логарифма числа изображений в алфавите, ложатся на одну прямую. Подчеркнем, что это отмечали только в том случае, если наблюдатель был хорошо натренирован на каждый алфавит, т. е. было соблюдено условие Шеннона о согласовании входа и выхода системы. Наклон прямой, описывающей зависимость количества полученной информации от времени, характеризует пропускную способность зрительной системы. Ее величина у разных наблюдателей оказалась равной 50—70 бит/с.

Этот основной результат был подвергнут проверке в другой форме опыта. При фиксированном алфавите меняли время предъявления изображений. Рассчитывали среднее количество информации, полученной за данное время предъявления:

$$I = H(x) + H(y) - H(x, y),$$

где $H(x) = -p(x) \log_2 p(x)$ — энтропия распределения вероятностей $p(x)$ предъявляемых изображений; $H(y) = -p(y) \log_2 p(y)$ — энтропия распределения вероятностей $p(y)$ ответов наблюдателя; $H(x, y) = -p(x, y) \log_2 p(x, y)$ — энтропия распределения вероятностей совместного появления ответа y и изображения x. Эти величины вычисляются по матрицам, входами которых являются предъявляемые изображения и ответы наблюдателя [Глезер, 1966].

Результаты таких экспериментов показали, что точки, получаемые при разных длительностях предъявления изображений, ложатся на прямую, отображающую пропускную способность. Заманчиво сделать вывод, что опознание образа можно отождествить с прохождением по кодовому дереву, поскольку формально количество информации — минимально необходимое число выборов (дихотомии) для заданного алфавита или число ходов по оптимальному кодовому дереву. Если принять эту гипотезу, то очевидно, что на каждый выбор (проход через узел кодового дерева) затрачивается квант времени. С ростом числа выборов соответственно увеличивается время опознания. Если время ограничить, то наблюдатель получит меньше информации, поскольку зрительная система не успевает пройти по всему кодовому дереву.

В терминах математической теории опознания образов этот результат можно сформулировать так. Существует многомерное пространство признаков, описывающих изображение. Набор разделительных гиперплоскостей выделяет в этом пространстве область, соответствующую образу. Как следует из экспериментов, принятие решения об образе заключается в последовательном получении значений разделительных признаков. Обучение классификации на основе формирования разделительных признаков имеет реальное воплощение в модели перцептрона [Rosenblatt, 1962], хотя заметим, что в перцептроне нет процесса их последовательного разворачивания.

В простейшей модели перцептрона набор нейроноподобных A-элементов выделяет из описания, полученного сетчаткой, набор признаков, кодирующих изображение. Связи между элементами сетчатки и A-элементами могут быть как положительными, так и отрицательными. Они не меняются при обучении. Алгебраическая сумма значений сигналов, приходящих на A-элемент, образует признак. Следующий уровень R-элементов в свою очередь суммирует сигналы от A-элементов. Но веса связей между R- и A-элементами меняются под влиянием обучения, изменяется также порог R-элемента. Поясним эти рассуждения простейшей схемой, составленной всего из трех элементов (рис. 85): двух A и одного R. На рис. 85, *I* показано двумерное пространство признаков A_1 и A_2. Каждое изображение описывается как точка в этом пространстве, задаваемая значениями A_1 и A_2. Отнесение этой точки к классу образов M или N определяется уравнением гиперплоскости

$$\sum_{i=1}^{n} \lambda_i A_i - \lambda_{n+1} = 0.$$

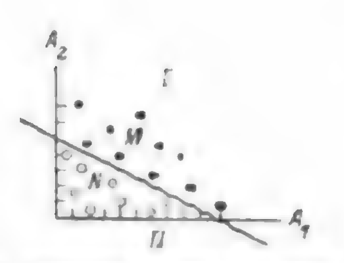


Рис. 85. Разделение образов в n-мерном пространстве описания изображений. Объяснения в тексте.

В рассматриваемом вырожденном случае уравнение гиперплоскости переходит в уравнение линии. Для линии, показанной на рис. 85, *I*, $\lambda_1 = 1$, $\lambda_2 = 2$, $\lambda_3 = 10$. Подставляя в это уравнение координатные описания разных изображений, получим, что для всех изображений в области *N* левая часть уравнения принимает отрицательные значения, а для всех изображений в области *M* — положительные. Таким образом, уравнение гиперплоскости позволяет отнести изображение к тому или иному образу.

В нейронной схеме этот процесс реализуется, как показано на рис. 85, *II*. Значениям коэффициентов λ_1 и λ_2 соответствуют синаптические веса передачи возбуждения от A_1 и A_2 к *R*, λ_3 определяет пороги нейрона *R*. Нетрудно увидеть, что изменения λ_1 и λ_2 ведут к изменению наклона линии, изменения λ_3 — к смещению ее параллельно себе, т. е. от величины λ зависит положение границы, или — в общем случае — гиперповерхности в многомерном пространстве; следовательно, меняется разбиение множества изображений на классы образов.

У перцептронной модели есть недостатки, на которые обращали внимание многие исследователи [см., например: Minsky, Papert, 1971]. Однако ее появление было в свое время принципиальным шагом вперед, так как она позволила понять, как происходит сенсорное обучение. И в этом ее непреходящее значение. Это можно показать, пользуясь фактами, полученными И. П. Павловым, которые послужили для формулирования основных положений теории ВНД.

Сопоставим процедуру обучения классификации изображений в теории опознания образов с механизмами дифференцирования, как они сформулированы в классической теории ВНД. Это сопоставление [Глезер, 1970] представляет тем больший интерес, что обе теории, как известно, развивались совершенно независимо. Теория ВНД полностью базируется на физиологическом эксперименте. Теория опознания образов сформулирована математиками, в первую очередь применительно к задачам автоматического распознавания. Лишь позднее попытались использовать ее для понимания функции сенсорных систем, и математический костяк стал обрастать физиологическими фактами.

Общей для обеих теорий является не только постановка проблемы разделения входных сигналов. В первом приближении общим оказывается и решение ее. Действительно, как по той, так и по другой теории входные сигналы отображаются точками в пространстве. В теории ВНД рассматривается реальное мозговое пространство, в котором каждому входному сигналу соответствует свой возбужденный корковый пункт. В теории опознания образов это абстрактное многомерное пространство. Одним из наиболее важных положений, сформулированных И. П. Павловым, является гипотеза об упорядоченном представлении входных сигналов в мозгу: предполагается, что представительства более сходных сигналов находятся ближе друг к другу, чем менее сходных. Эта гипотеза выдвинута на основании опытов с точечными кожными раздражениями: близкие на коже участки соответственно спроецированы ближе друг к другу в коре. Такая конструкция нейронных механизмов коркового конца анализатора определяет, согласно теории ВНД, феномен генерализации: чем ближе применяемый стимул к положительному, на который выработан условный рефлекс, тем больше вероятность, что он вызовет ту же условную реакцию. Но что будет при более сложных сигналах, например в случае зрительных изображений?

Если учесть ретинотопические свойства зрительной системы, то в случае, например, близости стимулов в поле зрения действительно можно принять механизм генерализации по пространственной близости их представительства в коре. На основе ретинотопических свойств зрительной системы построена модель описания изображений [Schwartz, 1985].

Обсужденная выше конструкция нейронных сетей зрительной системы позволяет предложить модель модулей. Модули описывают отдельные изображения, а пространственные ретинотопические соотношения описывает второй базисный механизм. Согласно этой модели, близость изображений описывается близостью в многомерном пространстве модуля. Число осей пространства определяется следующим образом: 5 гармоник, каждая из которых выражается четной и нечетной функциями (см. гл. III), и 12 ориентаций [Василев и др., 1982]. Итого мы имеем 120-мерное пространство (5 × 2 × 12). Близость в этом пространстве определяет психологическую близость изображений, о чем прямо свидетельствует сопоставление модельных и психофизических экспериментов (см. гл. III). Мы обсудили организацию многомерного пространства модулей стриарной коры. Предполагается, что модули престриарной коры организованы по такому же принципу, но количественные характеристики их пока неизвестны.

Оси, образующие многомерное пространство модуля, были названы простыми признаками [Глезер, 1966]; они заданы генетически или вырабатываются в раннем онтогенезе. Области, соответствующие образу, выделяются в многомерном пространстве с помощью гиперплоскостей, которые были названы сложными признаками. Последние вырабатываются в результате обучения.

Согласно схеме на рис. 86, выходы нейронов модулей конвергируют на модули НВК. За счет этого создается инвариантность к некоторым преобразованиям изображения. Полагая, что

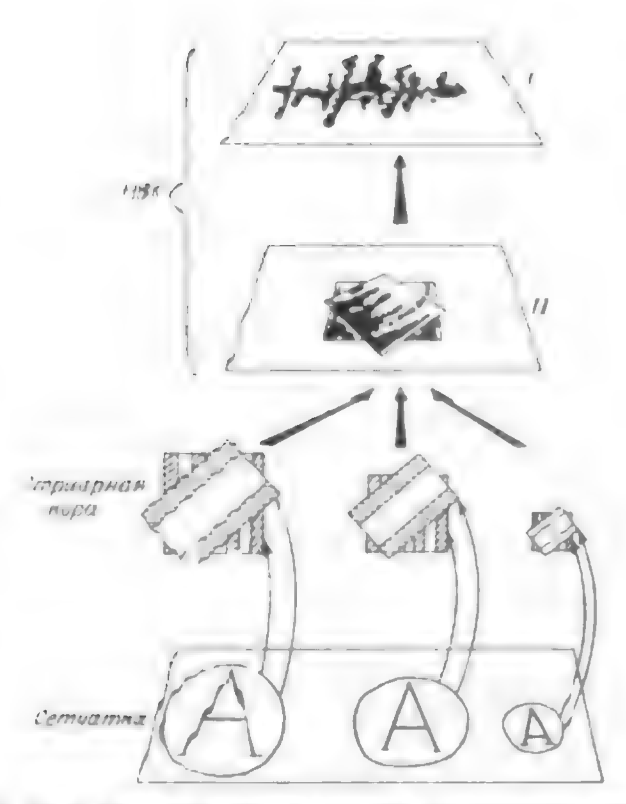


Рис. 86. Схема соединения модулей стриарной (престриарной) коры с НВК

I – обучающиеся нейроны, принимающие решение об образе; II – модуль, инвариантный к изменению величины и положения; остальные объяснения в тексте

нейроны λ_1 и λ_2 на рис. 85 – нейроны первого уровня НВК, на которые конвергируют нейроны модулей, мы можем сказать, что они также описывают простые признаки, но эти признаки инвариантны. Нейроны второго уровня λ_3 – механизмы выделения сложных признаков. Эти предположения являются ответом на первый вопрос, поставленный в предыдущем разделе: на что отвечают нейроны НВК.

Ответа на второй вопрос: где локализована память на образ, – пока дать невозможно. Очевидно, что при обучении должны меняться коэффициенты передачи сигналов с λ_1, λ_2 на λ_3. Но осуществляется ли это путем изменения синаптической передачи с λ_1, λ_2 на λ_3 или за счет обратных связей с гиппокампа, пока сказать нельзя.[1]

[1] Проблема памяти имеет два аспекта. Выявление механизмов памяти – большая проблема, которая, видимо, далека от решения. В то же время для обсуждаемой здесь проблемы она не столь существенна. Важен не процесс запоминания – запомнить может и граммофонный диск. Важно, что и в какой форме запоминается.

3. ПРОСТЫЕ, СЛОЖНЫЕ ПРИЗНАКИ И ВРЕМЕННОЙ ФАКТОР

Простые признаки вырабатываются гармониками модуля. Возникновение признаков — процесс параллельный, но ситуация усложняется следующим. В ряде работ [Vassilev, Mitov, 1974, 1976; Parker, Sulzen, 1977; Vassilev, Strashimirov, 1979] было показано, что, чем выше ПЧ, тем больше времени нужно для возникновения ответа на нее. Этот факт установлен как в психофизических экспериментах, в которых измеряли зависимость латентности двигательного ответа от частоты предъявляемой решетки, так и в электрофизиологических, когда измеряли время возникновения ВП у человека.

Увеличение времени восприятия высоких частот нельзя объяснить только тем, что в модуляционной передаточной функции зрительной системы контрастная чувствительность для высоких частот меньше. Описываемая зависимость сохранялась и после выравнивания решеток по видимому контрасту [Vassilev, Mitov, 1976]. Напротив, согласно нашей схеме [Глезер, 1966], разворачивание сложных признаков — последовательный процесс. Схема основана на линейной зависимости количества полученной при опознании информации от времени предъявления. Поэтому процесс опознания можно отождествить с прохождением по кодовому дереву, в узлах которого проверяются сложные признаки. На принятие решения по каждому признаку уходит определенное время (порядка 15—20 мс). Время задержки формирования высоких частот по сравнению с низкими сопоставимо по величине с временем принятия решения об изображении в психофизических экспериментах. Можно поэтому предположить, что признаки образа, проверяемые в процессе опознания при каждом последующем шаге, сформированы из все более высоких частот. Уже давно Сейлер и Будрикис [Seyler, Budrikis, 1959], предъявляя изображение на телевизионном экране, формировали его из ПЧ так, что в первый момент включалась только самая низкая частота, а затем — последовательно все более высокие частоты. Если интервалы между включением частот были не слишком велики, то наблюдатель не мог отличить такое изображение от обычного, в котором все частоты возникали одновременно.

Можно, однако, выдвинуть другую гипотезу. Предположим, что механизм принятия решения о форме работает как простой временной сумматор. Решение о форме принимается, когда просуммируются полученные за определенное время выходные сигналы всех ПЧФ зрительной системы. Длительность этого критического интервала заложена в организации механизма. В нейрофизиологическом плане такому механизму соответствовал бы гипотетический гностический нейрон Конорского [Konorski, 1970], в психофизическом — эталонный механизм опознания [Зрительное..., 1975]. В рамках этой гипотезы зависимость количества полученной информации от времени объясняется следующим образом. Для формирования каждого простого признака требуется определенное время. Если время опоз-

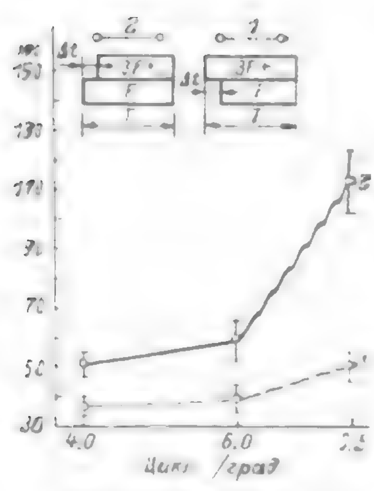


Рис. 87. Зависимость пороговой задержки (*по оси ординат*) включения основной гармоники прямоугольной решетки относительно высших гармоник (*1*) или, наоборот (*2*), от ПЧ основной гармоники (*по оси абсцисс*) [по Митов, 1982].

Вверху — временные диаграммы стимуляции; *T* — длительность стимуляции (500 мс), *F* и *3F* — основная и высшие гармоники стимула соответственно, Δ*t* — время запаздывания

нания ограничено стиранием, то решение об образе принимается по искаженному шумами описанию изображения набором простых признаков. Чем меньше время предъявления, тем более зашумлено описание — и тем меньше информации получает наблюдатель.

Предположение о том, что механизм принятия решения о форме организован наподобие простого временного сумматора, проверялось экспериментально Д. Митовым [1976, 1982] и было отвергнуто. Автор измерил величину задержки включения одной частоты относительно другой, при которой наблюдатель еще не видит разницы между изображением, составленным из двух последовательно предъявляемых частот, и изображением, в котором обе частоты включены одновременно [Митов, 1976]. Если бы механизм принятия решения о форме был простым временным сумматором, то для него было бы несущественно, в какой временной последовательности приходят сигналы от различных частотных фильтров, лишь бы они попали в один квант времени работы механизма. Поскольку у ответа на высокочастотные составляющие больший ЛП, то в случае, когда высокая частота предшествует более низкой, терпимая задержка должна быть больше, чем когда первой дается более низкая частота. Результат экспериментов оказался прямо противоположным.

Испытуемые в опытах Д. Митова должны были отличить прямоугольную решетку от решетки, в которой составляющие гармоники предъявлялись неодновременно и с различными интервалами. В случае, когда 1-я гармоника предшествует высшим, пороговое значение терпимой задержки Δ*t* (т. е. интервал, при котором, несмотря на задержку, решетка воспринимается прямоугольной) больше, чем в обратном случае (рис. 87). Этот результат, подтвержденный и другими формами эксперимента, представляется очень важным. Во-первых, он отражает согласованность временных характеристик пространственно-частотного описания изображения с временной организацией механизма принятия решения об образе, что само по себе служит еще одним свидетельством в пользу пространственно-частотного описания в зрительной системе. Во-вторых (и это главное!) он говорит о том, что для механизма принятия решения небезразлично, в какой временной последовательности приходят простые

признаки. Таким образом, принятие решения об образе — не одномоментный акт (сравнение с эталоном), а набор отдельных решений, последовательно разворачивающихся в дискретные промежутки времени. Это соответствует представлению об основном типе опознания как последовательном разворачивании сложных признаков.

Но из чего состоят сложные признаки? Можно выдвинуть два предположения: каждый последующий сложный признак образован из все более высоких частот, каждый сложный признак составлен из всех частот, сформировавшихся к этому времени. Анализ результатов экспериментов, в которых наблюдателям показывали на разное время фигуры или цифры с неодинаковой степенью фильтрации высоких частот, позволил выбрать между этими двумя предположениями. Как видим (см. рис. 56, г), время опознания увеличивается после фильтрации высоких частот, и тем более, чем больше частот отфильтровано. Если граница фильтрации лежит ниже определенной частоты (например, 1,22 цикл/град), то изображение нельзя опознать ни при каком времени предъявления.

Если бы было верно предположение, согласно которому на каждом шаге прохождения по кодовому дереву сложный признак формировался из тех частот, которые появляются в этот момент, то отсечение частоты в этом случае должно быть эквивалентно уменьшению времени распознавания. Реальный эксперимент показывает, что это предсказание не оправдывается. Из изображения, представленного низкими частотами, можно получить полную информацию об образе, но на это уходит гораздо больше времени (речь идет только об опознании образа, а не о детальном описании изображения). Разумеется, этот вывод не распространяется на тот случай, когда частоты срезаны настолько, что ничего нельзя различить даже при неограниченном времени рассматривания.

Полученный результат можно объяснить следующей гипотезой. При принятии решения на каждом шаге по кодовому дереву, т. е. в каждом сложном признаке, присутствуют все частоты, насколько это позволило время их формирования. Таким образом, при последовательном во времени разворачивании сложных признаков в первых содержатся только низкие частоты, в последующих — низкие и средние, а в возникающих в конце — низкие, средние и высокие частоты. Кроме того, чем больше высоких частот представлено в изображении, тем быстрее они распознаются.

Об этом же свидетельствуют результаты, полученные при исследовании ВП затылочной коры человека. При изучении усредненных ВП в последнее время выделяют в них два компонента, которые принято называть коротко- и длиннолатентными. Негативный компонент N_1 с пиковой латентностью 140—180 мс, по мнению большинства авторов, отражает сенсорное описание сигнала в затылочной коре, а позитивный компонент P_3 с пиковой латентностью 200—300 мс — принятие решения о сигнале. Функциональная роль различных компонентов ВП была детально проанализирована в ряде работ [Иваницкий, Стрелец, 1966; Иваницкий, 1976; Иваницкий,

Матвеева, 1976; Ломов, Иваницкий, 1977]. Авторы сравнивали параметры ВП и параметры, принятые в теории обнаружения сигналов при использовании ее для описания процесса восприятия [Tanner, Swets, 1957]. Регистрировали ВП в ответ на зрительные или тактильные стимулы и одновременно — психофизические характеристики восприятия: сенсорный фактор d' и критерий принятия решения. Индекс различимости сигналов d' — мера чувствительности системы, передающей информацию, к изменениям сигнала; он не зависит от обучения. Критерий принятия решения, напротив, связан с ситуацией и характеризует способность системы обучаться.

Вычисление корреляции между параметрами ВП и психофизическими показателями дало следующие результаты. Амплитуда ранних сенсорных компонентов с латентностью до 100 мс хорошо коррелировала с d'. Следовательно, эти компоненты отображают анализ физических характеристик стимула, выполняемый врожденными механизмами. Поздние компоненты ВП с латентностью 200—300 мс коррелировали с изменениями критерия решения. Промежуточные компоненты ВП с латентностью 140—180 мс обнаружили двойную корреляцию с обоими перцептивными факторами. Таким образом, есть основания предполагать, что именно в этот промежуток времени происходит синтез двух видов информации: полученной врожденными механизмами обработки сигнала и выдаваемой механизмами, связанными с обучением, а следовательно, и определяющими значимость сигнала.

С нашей точки зрения, сигнал приобретает значимость, когда входит в алфавит сигналов, выученных субъектом, т. е. становится частью его модели мира. Принятие решения о значимости происходит на более высоком уровне, чем проекционная кора, а отображение этого решения в коре связано, как мы предполагаем, с запросом по обратной связи в проекционную кору для измерения физических параметров сигнала. Поэтому в компоненте $N_{140-180}$ находят отражение как параметр d', так и критерий принятия решения.

Эксперименты с записью усредненных ВП при предъявлении наблюдателю изображений (однозначных цифр), в которых высокие частоты были в разной степени отфильтрованы, дали следующие результаты (рис. 88). Когда цифры опознавались (при границе фильтрации 1.22 цикл/град и выше), то в зависимости от степени фильтрации изменения пиковых латентностей для волн N_1 и P_2 шли в противоположные стороны. Чем больше высоких частот осталось в изображении, тем больше была пиковая латентность волны N_1 и тем меньше — волны P_2. Первый результат соответствует приведенным выше литературным данным о запаздывании высоких частот (механизмы этого явления рассмотрены выше — см. гл. II); второй свидетельствует о том, что, чем больше частот сохранено в изображении, тем быстрее принимается решение о нем (этот результат хорошо совпадает с полученным в психофизических опытах с теми же стимулами: удаление высоких частот из изображения приводит к увеличению времени, необходимого для его опознания).

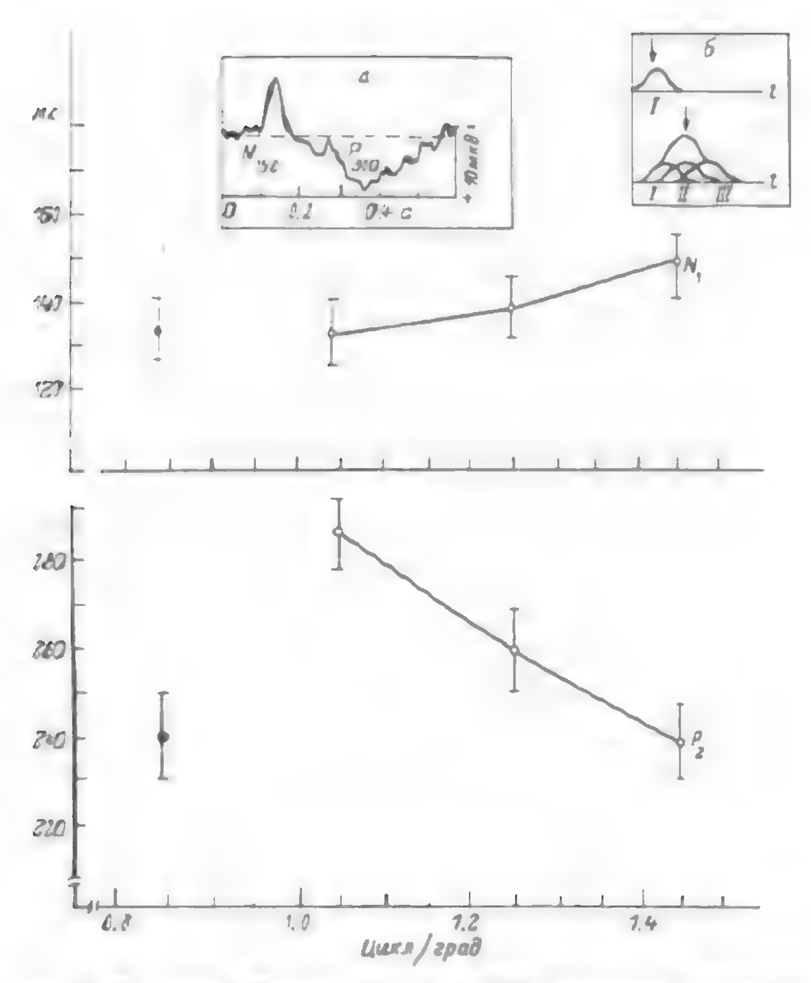


Рис. 88. Зависимость ЛП компонентов N_1 и P_2 ВП от фильтрации высокочастотной части изображения (по данным Е. Д. Борисовой и О. П. Таирова)

По оси абсцисс — верхний предел частот, сохраненных в изображении; *по оси ординат* — пиковые латентности компонентов. *На врезке а* — форма ВП, *на б* — схема, поясняющая удлинение пиковой латентности P_2 (*стрелка*) при сохранении низких (*I*), средних (*II*) и высоких (*III*) частот в изображении. *Черные кружки* — стимулы не опознавались, *белые* — опознавались.

Итак, первым шагом по кодовому дереву в процессе опознания является принятие решения на основе материала, поставляемого низкими ПЧ. Этот факт весьма существен, поскольку благодаря ему становится понятным смысл последовательного разворачивания сложных признаков. В начале процесса опознания происходит самое грубое, схематичное описание объекта. По-видимому, это позволяет быстро ориентироваться, чтобы с помощью механизма селективного внимания направить процесс дальнейшей обработки информации в нужную сторону.

Самый первый шаг в процессе опознания — подбор модуля (см. гл. IV). Одним из методов может служить вычленение участка в зрительном пространстве, отличающегося по яркости. Как показано выше, механизм ретинотопического выделения участка пространства локализован в НКТ. Интересно это сопоставить с данными, полученными при исследовании временных характеристик селективного внимания. Первое его проявление, выражающееся в негативной волне, возникает на 140-й миллисекунде [Иваницкий, Стрелец, 1982]. Анализируя генез данной волны, авторы приходят к выводу, что она — результат вычленения сигнала в таламусе, которое осуществляется ретикулярным ядром таламуса, запускаемым в свою очередь нейронами, лежащими во фронтальном участке коры [Skinner, Yingling, 1977].

Существуют и более прямые доказательства участия подкорковых структур в формировании зрительного опознания. Используя метод исследования нейронных популяций глубинных структур мозга с помощью вживленных человеку микроэлектродов [Бехтерева и др., 1977; Бехтерева, 1980], Ю. Л. Гоголицын и Ю. Д. Кропотов [1983] при отведении от ядер таламуса, в том числе ретикулярного, а также хвостатого ядра выявили, как и при изучении ВП коры, коротко- и длиннолатентные компоненты нейронного ответа. Последние обнаруживались только тогда, когда человек опознавал стимул, в то время как первые от этого не зависели. Таким образом, и при исследовании подкорковых структур получены компоненты нейронного ответа, связанные с физическим описанием стимула и принятием решения о нем. Эти компоненты отображают, очевидно, связь сенсорных и мотивационных механизмов через подкорковые структуры.

4 ПРИНЦИП ОППОНЕНТНОСТИ И СЕНСОРНОЕ ОБУЧЕНИЕ

Во Введении мы выдвинули тезис, согласно которому организация нейронных сетей сенсорной системы до обучения имеет определяющее значение для работы тех уровней, где происходит обучение. Существуют два основных принципа предварительной обработки информации. Первый — организация блоков, реализующих набор стандартных подпрограмм, — неоднократно обсуждался ранее [Wiener, 1958; цит. по: 1983; Глезер, Цуккерман, 1961; Глезер, 1966; Бонгард, 1967]. Обучение всегда ведется не в исходном пространстве описания сигналов. Стандартные программы предварительно преобразуют сенсорную информацию и представляют ее в том виде, какой удобен для последующего обучения. Все представления о модулях, изложенные выше, иллюстрируют этот принцип. Второй можно назвать принципом оппонентности, когда в n-мерном пространстве описания сигналов создаются оси, имеющие положительное и отрицательное направление относительно нуля.

Напомним хорошо известные факты об отрицательных последовательных образах: если достаточно длительное время смотреть на

белый квадрат, а затем перевести взор на серую поверхность, то будет виден черный квадрат; если смотреть на красную фигуру, а затем ее убрать, то будет видна зеленая. Менее известен факт форменных последовательных образов: если смотреть на вертикальную решетку, то последовательный образ виден как горизонтальная исчерченность. Последовательные образы — психофизический коррелят оппонентных свойств нейронов зрительной системы. Оппонентность в свою очередь отображает линейные свойства нейрона. Наиболее очевидно это для системы бело-черных нейронов, измеряющих яркость. Линейность X-нейронов сетчатки, НКТ и зрительной коры основана на том, что увеличение освещенности on-участка РП вызывает возбуждение, а уменьшение ее — торможение.

Такая организация неудивительна. Представляется естественной возможность отвечать в обе стороны от нуля на изменения интенсивности света. Менее очевиден смысл организации красно-зеленой и желто-синей осей в цветовом зрении. Еще более странными кажутся оппонентные свойства нейронов, являющихся ПЧФ. РП, служащие для описания формы, устроены гораздо сложнее, чем цветовые. Однако принцип оппонентности сохраняется и для них. Большинство нейронов зрительной коры тормозится на ориентации, отличающиеся от оптимальной. Боковые относительно пика ПЧХ частоты также оказывают тормозное влияние. Если учесть, что ПЧ и ориентация — равноправные характеристики двумерного фильтра ПЧ (см. гл. II, III), то ясно, что указанные выше свойства РП отображают оппонентность в системе описания формы. Следовательно, оси n-мерного пространства, служащего для описания формы, также полярны.

Принципы организации нейронных сетей, выполняющих оппонентные операции в разных системах, должны быть общими. Как уже подчеркивалось выше, система цветовых измерений очень интересна в силу относительной своей простоты как модель для понимания функционирования более сложной системы описания формы. Можно предположить, что в многомерном пространстве, полученном на основе пространственно-частотного описания, действуют алгоритмы, близкие к тем, что работают в трехмерном пространстве описания цветов. То обстоятельство, что при описании формы сложного изображения число осей пространства очень велико, не имеет значения для применения этого алгоритма. Существенно лишь, что каждая ось построена по принципу оппонентности. Таким образом, принцип оппонентности выдерживается на каждом последующем уровне все более усложняющейся организации. Действительно, on- и off-нейроны служат для описания яркости вдоль одномерной оси, цветовые нейроны вместе с бело-черными — в трехмерном цветовом пространстве, корковые нейроны — для описания формы в n-мерном пространстве.

Упорство, с которым на каждом уровне создается в нейронных сетях оппонентность, свидетельствует о ее важности. Хотя на рассматриваемых до сих пор уровнях нет обучающихся нейронов, значение оппонентности, вероятно, в том, что она необходима для

обучения на последующих уровнях. Благодаря этому принципу обучение может осуществляться наиболее простым образом. Если бы организация была иной, то схема нейронного обучения была бы более сложной, и неизвестно, могла ли бы она вообще быть реализована в нейронных сетях.

В чем же смысл оппонентности? Ее можно понять как нейрофизиологическое оформление устройства, служащего для передачи отрицательных значений сигнала. Например, сигнал R—G (где R и G — численные значения выходов соответствующих рецепторов) передается посредством двух оппонентных нейронов: $R+G-$ и $R-G+$, — выходы которых $I_1 = |R-G|_+$ для первого нейрона и $I_2 = |G-R|_+ = -|R-G|_-$ для второго нейрона. Здесь $|\ldots|_+$ и $|\ldots|_-$ означают положительную или отрицательную часть числа в скобках: например, $|7|_+ = 7$, $|-3|_+ = 0$, $|7|_- = 0$, $|-3|_- = -3$. Таким образом, из нейронов, которые по своему устройству могут посылать лишь положительные сигналы, формируются механизмы для передачи как положительной, так и отрицательной части сигнала. Пара оппонентных нейронов — математически одна числовая ось, значения ответов самих нейронов соответствуют ее полуосям.

Почему природа с такой настойчивостью стремится создать отрицательную полуось, или, вернее, полуось противоположной полярности? Это кажется тем более непонятным, что сдвигом по числовой оси всегда можно добиться, чтобы диапазон значений сигнала лежал в пределах положительной полуоси. По-видимому, объяснение феномена оппонентности связано с проблемой обучения. Именно перцептронная модель обучения естественно приводит к желательности иметь элементы, которые описываются полным ортогональным набором функций, при наличии которого просто сформировать рекуррентную процедуру обучения [Якубович, 1965]. Рекуррентное обучение означает следующее: если показывается изображение из класса S_i, то на нейроне S_i возникает распределение синаптических возбуждений и торможений. При предъявлении других изображений из того же класса получаются иные распределения, и каждое последующее усредняется по отдельным весам с предыдущими. Таким образом, обучение происходит как усреднение узоров возбуждающих и тормозящих влияний. В результате нейрон будет отвечать только на изображения, относящиеся к классу S_i.

Известно, что (при весьма общих допущениях) функции, образующие полный и ортогональный набор, не могут принимать значение только одного знака: они обязаны быть знакопеременными. Следовательно, есть основания предполагать, что выработанная в эволюции оппонентность важна для осуществления процесса обучения на высших уровнях сенсорных систем.

Глава IX

ОПИСАНИЕ ПРОСТРАНСТВЕННЫХ ОТНОШЕНИЙ: ФУНКЦИИ ЗАДНЕТЕМЕННОЙ КОРЫ

Теменная кора обезьян включает в себя два основных отдела: верхнюю (поле 5 по Бродману) и нижнюю (поле 7) теменные дольки. У человека добавляются еще поля 39 и 40, но зачастую поля 40 и 7 у человека объединяют; у обезьян же гомологами полей 39 и 40 считают поля 7а и 7b. Нас интересует в первую очередь поле 7, которое связано со зрительным поведением. Но в то же время представляется интересным обсудить и некоторые аспекты функционирования соматосенсорного поля 5, поскольку обе эти области тесно взаимосвязаны. У поля 7 (*PG* и *PF* по фон Бонину и Бейли) богатые афферентные и эфферентные связи с подушкой, с престриарной корой через промежуточные образования *IPS* (*PG* и *TF*), с лобными глазодвигательными полями, с моторной, лимбической и ретикулярной системами (см. рис. 71).

1. РЕЦЕПТИВНЫЕ ПОЛЯ

Исследования РП нейронов теменной коры, проведенные на обездвиженных обезьянах [Zeki, 1974] и кошках [Dow, Dubner, 1971; Турлейский, Шелепин, 1976], свидетельствуют о сложности их организации. Было установлено, что размеры полей больше, чем в проекционной коре, но меньше, чем в нижнем виске. Однако эти работы не позволяют выдвинуть какие-либо предположения об организации РП теменных нейронов и их роли. Более того, на основании морфологических исследований [Palmer et al., 1978] можно подозревать, что авторы публикаций рассматривали в основном нейроны престриарной коры на стыке ее с теменной.

Более интересны многочисленные данные, полученные на интактных обезьянах [см. обзоры: Goldberg, Robinson, 1980, Lynch, 1980; Mountcastle et al., 1980; Sakata et al., 1985, 1986]. Эти исследования позволяют судить если не о структуре РП теменной коры, то, во всяком случае, об их значении в организации зрительного процесса.

В поле 5 обнаружены нейроны, отвечавшие при активном доставании объекта, имевшего мотивационное значение (пищи). При этом характеристики разряда не менялись в зависимости от траектории движения лапы. Этот факт представляет большой интерес, так как свидетельствует о том, что нейроны не управляют непосредственно моторной функцией. Организация целенаправленного движения инвариантно к методу его осуществления характеризует высшую двигательную функцию [Бернштейн, 1947]. В поле 7 выявлены нейроны, реагировавшие на объект, имевший мотивационное

значение, но никакого движения при этом не требовалось. Ответ нейрона возникал, когда обезьяна просто смотрела на объект. Эти чисто зрительные нейроны располагаются более медиально, а те, что проявляют зрительно-соматическое взаимодействие, — более латерально. Но между ними существует большое перекрытие [Hyvärinen, Shelepin, 1979].

Выделено несколько типов чисто зрительных нейронов.

Фиксационные нейроны (в поле 7 их 28%). Некоторые из них реагировали при появлении объекта в любом участке поля зрения, но у большинства ответ мог возникнуть, если объект появлялся только в определенной половине или определенном квадранте поля зрения, и можно говорить, что у таких нейронов есть РП, хотя и очень большого размера. Но это необычные поля: несмотря на то что для нейрона важно, откуда появляется раздражитель, разряд начинается лишь тогда, когда животное фиксирует объект, а не когда он появляется в поле. При этом объект должен быть в пределах возможности доставания его лапой.

Нейроны зрительного прослеживания. Они подобны описанным выше, но отвечают только на движущийся объект. Большинство из них дирекционально. Есть нейроны, которые отвечают избирательно при движении объекта в глубину.

Саккадические нейроны. Они не реагируют при фиксации стационарного объекта или объекта, перемещающегося настолько медленно, что его движение не вызывает саккады. Разряд возникает перед началом саккады, вызванной смещением мотивационно важной цели, для поддержания фиксации взора на ней. При спонтанных саккадах ответа нет. В большинстве эти нейроны дирекциональны.

Светочувствительные или зрительно-пассивные нейроны. Большинство из них отвечает на движущиеся стимулы во фронтопараллельной плоскости, но многие реагируют на смещение в глубину. Они не отвечают на передвижение стимула по сетчатке, вызванное перемещением глаза. Таким образом, движения глаз подавляют ответ на движение стимула по сетчатке, позволяя отличить истинное перемещение объекта в поле зрения от перемещения по сетчатке при изменении точки фиксации.

Нейроны, сигнализирующие о пространственных преобразованиях. Они чувствительны к вращению стимулов и изменению их размеров (т. е. к изменению удаленности), причем форма стимулов не имела значения. Это могли быть полоска, квадрат, два пятна. Таким образом, эти нейроны отражают способность зрительной системы обобщать по пространственным свойствам (см. гл. VI).

Полимодальные нейроны. Они описаны как у обезьян [Hyvärinen, 1980], так и у кошек [Пигарев, 1983]. Их РП отвечают не только на тактильное раздражение определенного участка поверхности тела, но и на зрительную стимуляцию в виде движения объекта, направленного в этот же участок. В высшей степени примечательное свойство этих нейронов в том, что они отвечают на зрительный стимул, движущийся в определенном по отношению к животному

направлении, независимо от того, куда направлен в это время его взор.

Маунткасл и его коллеги [Mountcastle et al., 1980] предположили, что в теменной коре имеются механизмы, которые служат как для обработки сенсорной информации, так и для генерации действий. Обсуждая эту гипотезу, авторы протестуют против примитивного навязывания теменной коре только сенсорной или только моторной функции. Их концепция заключается в следующем. Теменная кора создает нейронную конструкцию (модель) окружающего пространства, описывает локализацию и перемещение объектов в этом пространстве по отношению к телу, положение и движение тела по отношению к окружающему пространству. Иными словами, происходит совместная переработка информации, описывающей отношения между внутренними и наружными координатными системами. Таким образом, теменная кора не выполняет сенсорных функций, хотя может играть роль в восприятии, в частности пространства. Нельзя говорить и о моторной функции, хотя теменная кора связана с эфферентными механизмами. Нейроны теменной коры функционируют как командный аппарат для исследования рукой и зрением окружающего пространства. В результате движения возникает направленное к определенному объекту внимание. В этом новизна открытой функции.

Несмотря на хорошую экспериментальную обоснованность, изложенная выше концепция встретила возражения, также аргументированные экспериментально. Так, Голдберг и Робинсон [Goldberg, Robinson, 1980] согласны с тем, что теменная кора имеет отношение к вниманию; но избирательное внимание, по их мнению, не является результатом направляющего движения. Внимание может быть разъединено с движением. Авторы показали прямую зрительную активацию нейронов заднетеменной области. Полученные Маунткаслом и его сотрудниками результаты Голдберг и Робинсон объясняют увеличением ответа РП на стимул, когда он привлекает внимание. Для этого необходимо соблюдение двух условий: стимул должен находиться в РП и должен быть поведенчески важен. Было показано, что увеличение ответа имеет место, когда стимул привлекает внимание независимо от того, делает животное движение или нет. Можно существенно изменить ответ фиксационного нейрона в зависимости от фона. Например, на светлом фоне есть ответ, на темном его нет, хотя в обоих случаях глаз совершает движение к новой цели. Очевидно, что такая клетка не может командовать положением взора. Таким образом, внимание необязательно связано с движениями глаз. Этот вывод, основанный на нейрофизиологическом эксперименте, имеет убедительный психофизиологический аналог. В опытах В. П. Зинченко и Н. Ю. Вергилеса [1969] было показано, что наблюдатель может произвольно сканировать участки стабилизированного на сетчатке изображения, т. е. рассматривать поочередно его детали без перевода взора.

Описанные опыты входят в многочисленный ряд работ, посвященных роли движений глаз в восприятии. Этот вопрос издавна

привлекал внимание исследователей. Согласно предположению, выдвинутому еще в начале XVIII в. Беркли, при переводе глаз с одной точки пространства на другую измеряется расстояние между этими точками. Появление такой концепции в то время вполне естественно; метрики глазных движений и зрительного пространства наглядно сопоставимы, а представления о нейронных сетях, выполняющих сложные операции переработки информации, еще не были разработаны. Более удивительно, что мнение о подобной роли движений глаз существовало столь длительное время.

Представление об измерительной функции глазных движений — одна из разновидностей моторной теории восприятия, согласно которой двигательный акт или программа для его осуществления дает информацию о параметрах стимула, например о пространственных параметрах объекта или о пространственных отношениях между объектами. Л. И. Леушиной [1978] были обобщены результаты как своих многолетних исследований, так и других авторов [Митрани, 1973; Якимов, 1973; Андреева и др., 1975; Луук, 1976; Гиппенрейтер, 1978, и др.], убедительно показавшие, что сигналы от глазных движений не дают ни измерения пространственных свойств объекта, ни коррекций измерений, проведенных нейронными сетями.

Другой разновидностью моторной теории является предположение о том, что глазные движения управляют переключением внимания. Согласно этой гипотезе, привлечение внимания к части поля зрения означает обязательно наведение на него фовеального отдела сетчатки. Этому представлению противоречат приведенные выше факты: внимание необязательно связано с фовеа, хотя дефицит внимания и может возникать при разрушении престриарных проекций фовеальных отделов (см. гл. VI). Об этом же свидетельствует рассмотренный выше опыт В. П. Зинченко и Н. Ю. Вергилеса [1969] со стабилизацией изображения на сетчатке. Внимание может перемещаться на любой участок изображения, хотя говорить о наведении фовеа в этом случае не приходится. Правда, при стабилизации сохраняются небольшие подергивания глаза, и, по мнению авторов, именно эти движения управляют переключением внимания. Более естественно предположить, однако, что как переключение внимания, так и эти подергивания — производные от программы сканирования изображения. Такая трактовка предпочтительна еще и по аналогии с тем аспектом роли глазных движений в измерении пространственных отношений, которые мы рассматривали выше. Как показано Л. И. Леушиной [1978], величина движений глаз не измеряет расстояния, но сама является результатом измерения, произведенного до начала движения.

По существу полемика между авторами (с одной стороны, Маунткаслом, Линчем и др., с другой — Голдбергом и Робинсоном) — продолжение на новом этапе давнего диспута о роли как движений глаз, так и движений вообще в восприятии. Только теперь этот вопрос рассматривается на уровне одиночных нейронов.

С нашей точки зрения, опыты Голдберга и Робинсона убедительно подтверждают сенсорную (антимоторную) концепцию, согласно ко-

торой принятие решения о сенсорном сигнале изолировано от непосредственной двигательной функции. Эти представления неоднократно обсуждались нами ранее и будут еще обсуждаться на протяжении всей книги. Но возражения Голдберга и Робинсона не противоречат основной идее Маунткастла о том, что теменная кора создает модель экстра- и интраперсонального пространства.

2. КЛИНИЧЕСКИЕ НАРУШЕНИЯ

При двусторонних повреждениях теменной области возникают нарушения восприятия пространства [см. обзоры: Кок, 1967; Тонконогий, 1973; Lynch, 1980]. Больные опознают предъявляемые им предметы, но не могут сказать, в каких пространственных взаимоотношениях они находятся. Нарушения восприятия пространства проявляются также в том, что больной не может оценить пространственные преобразования фигур. Например, при показе больному изображений одной и той же, но по-разному ориентированной фигуры он не видит в ней различий, не может указать, на каком изображении фигура повернута на 180° относительно исходной. У больных нарушена топографическая ориентировка. Они не способны нарисовать географическую карту или план комнаты, объяснить дорогу в хорошо знакомой местности. Для ориентировки они используют побочные признаки. Например, больной находит свою койку в палате по цвету одеяла.

При односторонних поражениях теменной области возникает односторонняя пространственная агнозия. Она проявляется в игнорировании половины поля зрения, контралатеральной поврежденному полушарию. Одни авторы настаивают на том, что бывает преимущественно левосторонняя пространственная агнозия при поражениях правого полушария; другие считают, что право- и левосторонняя агнозии возникают одинаково часто, но правосторонняя при поражениях левого полушария замаскирована нарушениями речи, вследствие чего больной просто не может дать отчет о своих ощущениях [см. обзор: Корчажинская, Попова, 1977].

Синдром одностороннего игнорирования коррелирует с нарушением фиксационного глазодвигательного механизма. В связи с этим В. И. Корчажинская и Л. Т. Попова считают, что в основе односторонней пространственной агнозии лежит дефект двух механизмов: фиксации взора и фиксации внимания. Соглашаясь со вторым, мы должны отвергнуть первый, тем более что этому противоречат собственные данные авторов. Они наблюдали дефект восприятия левой половины пространства и в случаях предъявления изображения малого размера, когда, чтобы увидеть объект, не было необходимости переводить взор. Например, больным предъявляли изображения-химеры из двух фигур: на левой половине рисунка была представлена часть рыбы, а на правой — часть зайца, и больной опознавал его как зайца. Буква Ж воспринималась им как К. Очевидно, что в последнем случае движения глаз ни при чем.

При другом типе поражений — двустороннем повреждении затылочно-теменной области (задних отделов темени) — возникает синдром Балинта. Считается, что на нарушении регуляции взора при сохранности глазных движений основано расстройство зрительного восприятия при этой форме агнозии. Действительно, хотя больной может повернуть по команде глаза направо или налево, он не может направить свой взор в нужную сторону для осмотра поля зрения и нахождения заданного объекта. Предполагается, что у больного отсутствует одновременное восприятие нескольких объектов в поле зрения и — как следствие этого — нарушен механизм смены фиксации взора. Однако факты опять-таки говорят, что здесь дело не в фиксации взора. Балинт [цит. по: Тонконогий, 1973], первый обнаруживший такие повреждения, описывает больного, который, глядя на головку булавки, не мог увидеть пламя свечи, помещавшейся за булавкой. Если больному предъявляли геометрическую фигуру, вписанную в другую, например квадрат в круг, то он мог видеть или только квадрат, или только круг. Совершенно очевидно, что первична здесь фиксация не взора, а внимания. Последнее нарушено и в том случае, когда для перехода с одного объекта на другой не требуется переместить взор. Нарушения регуляции взора, естественно, следует считать следствием повреждения селективного внимания.

Таким образом, все клинические нарушения при поражении теменной коры перцептуальны, а не моторны. Причины их в дефиците не моторном, а внимания, который выражается в неспособности выбрать из окружения нужный объект. Одновременно расстраивается пространственное восприятие. Каким образом факторы внимания и пространственной оценки сочетаются между собой, мы обсудим после того, как опишем результаты поведенческих исследований функции темени у животных.

3. ПОВЕДЕНЧЕСКИЕ ДАННЫЕ

М. М. Хананашвили [1962], одним из первых исследовавший результаты разрушения теменной коры на собаках, установил, что после операции у них временно нарушается оценка положения объекта. Далее мы покажем, что преходящий характер этого расстройства закономерен и факт восстановления нарушений функции отнюдь не препятствует локализации в теменной коре механизма оценки положения. В общем плане нарушения у животных, в частности у обезьян [см. обзоры: Mishkin, 1972; Lynch, 1980], оказались аналогичны тому, что наблюдается в клинике у людей. Так, при разрушении поля 7 у обезьян после операции возникает дефицит внимания, но в более ослабленной форме. Расстраивается пространственное восприятие, что проявляется как в неумении находить дорогу в знакомом окружении, так и в неспособности к зрительному пространственному различению. Выявлены глазодвигательные дефекты, которые выражаются в нарушениях саккадических

и прослеживающих движений глаз, а также медленной фазы оптокинетического нистагма.

Обратимся к результатам, полученным с помощью более изощренных методов исследования: измерением временных параметров реакций. Многочисленные работы по изучению зрительного поведения животных, проведенные в нашей лаборатории [Зрительное..., 1975; Глезер и др., 1982б, и др.], показали, что оценка временных характеристик очень важна для понимания тех изменений, которые происходят после операции. Если бы мы, как другие авторы, учитывали только процент правильных ответов, то можно было бы сделать вывод, что все нарушения преходящи и удаленные области коры не имеют никакого значения для изучаемой функции зрительной системы. На самом деле, хотя животное после операции способно к зрительной ориентации в окружающем мире, оно выполняет ту же задачу с помощью совсем других механизмов. Чтобы разобраться в этом, придется еще раз, но в другом аспекте обсудить вопрос о механизмах опознания и о применении теории информации при исследовании функций мозга.

После того как у человека были установлены линейная зависимость количества полученной информации от времени обработки сложного изображения и независимость количества информации от времени для опознания простейших фигур типа линий разной ориентации [Глезер, Невская, 1964], мы предложили следующее толкование этих данных. В связи с тем, что при оценке таких пространственных признаков, как ориентация линий, длина их, положение объекта в поле зрения и размер изображения, время опознания не зависит от числа изображений в алфавите, предположили, что эти признаки описываются с помощью врожденных специализированных операторов. А так как временные характеристики опознания сложных изображений — предметных рисунков и геометрических фигур — определяются набором изображений, ожидаемых наблюдателем в данной ситуации, можно считать, что при этом в отличие от первого случая нет отдельных операторов для каждого образа. Зрительные образы не запоминаются как обособленные энграммы, а формируется упорядоченное пространство, и сложные признаки разграничивают его на области, каждая из которых соответствует одному образу. Физические, математические и нейрофизиологические модели, которые соответствуют второму способу опознания, уже рассматривались выше (см. гл. VIII). Этот второй тип опознания нам представляется основным для узнавания выученных в жизни образов. При неограниченном алфавите, т. е. в случае, наиболее близком к реальной обстановке, на опознание образа уходит около 150 мс, что соответствует измеренной по другим данным пропускной способности человека (около 70 бит/с) и величине полного алфавита образов, который хранится в памяти человека (несколько тысяч образов).

Однако позднее были получены факты, заставившие предположить существование еще одного типа опознания образов. После длительной тренировки наблюдателя на ограниченном наборе слож-

ных изображений количество полученной информации уже не зависело от времени обработки изображения, т. е. опознание происходило не по второму, а по первому типу [Глезер, 1966]. По аналогии с опознанием пространственных признаков с помощью врожденных операторов этот результат был истолкован следующим образом: при тренировке для каждого сложного изображения вырабатывается свой оператор, т. е. формируется эталон. Гипотеза об эталонном типе опознания неоднократно обсуждалась также М. С. Шехтером [1981].

Предлагаемая в этой книге трактовка процесса зрительного восприятия заставляет нас отказаться от этой терминологии. Дело не в том, что термин «выученный эталон» неудачен, а в том, что теперь мы по-иному понимаем процесс обработки зрительной информации. Накопленные в последнее время данные позволяют провести более глубокий анализ тех явлений, которые связывались с эталонным типом опознания, и выяснить роль пространственно-частотного описания в этом случае. Акт зрительного восприятия осуществляется путем совместной работы двух механизмов: один опознает образ инвариантно к его конкретной реализации, второй устанавливает, какие конкретные характеристики имеет предъявленное изображение. Второй механизм поставляет сведения не для истинного опознания объекта, а только для описания таких характеристик его, как протяженность, движение, контраст и т. д. Как показывают клинические данные, второй механизм можно использовать для ориентации в зрительном мире, и иногда он способен направлять поведение так хорошо, что только специальное обследование может установить, видит или не видит больной форму предметов. Если ограничить набор объектов, то больного с поражением НВК мы можем научить при показе ножа, который он воспринимает как нечто узкое и длинное, отвечать: «Это нож», — а при показе тарелки, которую он видит как круглое, говорить: «Это тарелка». Нечто подобное происходит, видимо, и при выработке «эталона». Наблюдатель в условиях ограничения времени предъявления и при укороченном наборе объектов использует грубые пространственные характеристики изображения, которые он связывает с обозначением объекта. Субъективно дело обстоит именно так, в чем нетрудно убедиться экспериментатору, когда он ставит опыты с ограничением времени предъявления изображений на себе.

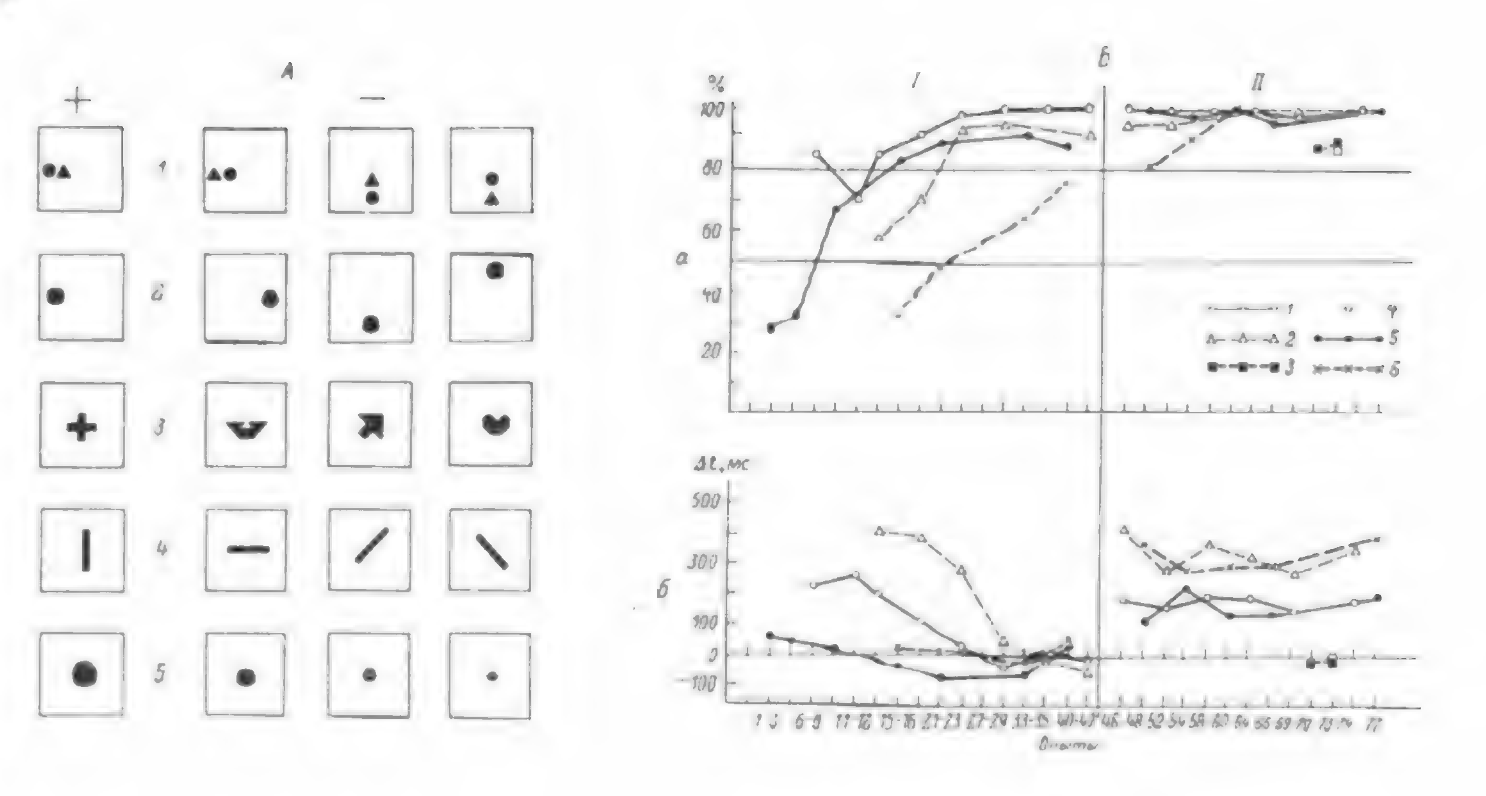
Подчеркнем еще раз, что, хотя при таком типе опознания не возникает истинного образа, при дефиците времени или сильной зашумленности признаки, поставляемые теменными механизмами, можно успешно использовать для поведения, особенно в условиях, когда набор объектов, среди которых производится выбор, невелик. Нетрудно представить себе ситуацию, в которой животное, например, не «узнает» тигра, но мгновенно реагирует на «полосатость» среди зарослей. Таким образом, эталонный тип опознания можно объяснить за счет функции ЗТК.

Первые же опыты с экстирпацией теменных областей, проведенные на собаках, отчетливо показали, что после удаления

различных теменных областей (в основном поля 7) «эталонный» тип опознания, характеризующийся независимостью времени опознания от числа изображений в алфавите, сменяется на опознание по выбору, для которого характерно нарастание времени при увеличении числа изображений [Зрительное..., 1975]. У собак вырабатывали дифференцировки на различение геометрических фигур. Животным показывали одновременно одну, две, четыре или восемь фигур, одну из которых подкрепляли, остальные — нет. Изображения появлялись одновременно в горизонтальном ряду из восьми окошек. Регистрировали время побежки к подкрепляемой фигуре и сравнивали его в случаях, когда положительный стимул был предъявлен один или в комбинации с одним, тремя или семью неподкрепляемыми изображениями. В первых опытах после выработки зрительной дифференцировки [Там же; рис. 22, *В*] время побежки собаки к кормушке зависело от числа одновременно предъявляемых фигур (от алфавита): чем больше был алфавит, тем больше и время побежки. После примерно 50 опытов, т. е. когда зрительная дифференцировка становится «задолбленной», время укорачивалось и становилось одинаковым независимо от числа предъявляемых изображений. Мы трактовали это как переход к «эталонному» описанию. Но после двусторонней экстирпации поля 7 время побежки стало опять зависеть от числа изображений в алфавите, и, несмотря на очень длительную тренировку (до 140 опытов!), обратного перехода к независимости времени от алфавита не произошло. Подчеркнем, что число правильных ответов после операции не изменилось. При использовании нового алфавита, составленного другими фигурами, тренировка у оперированных животных тоже не приводила к переходу на тип опознания, не зависящий от алфавита. На основании этих результатов мы локализовали эталон в теменной области.

В свете всего, что было сказано выше об эталоне, мы можем теперь трактовать эти опыты следующим образом. После длительной тренировки животное научилось пользоваться пространственными признаками изображений, механизмы описания которых локализованы в теменной коре. Экстирпация же последней вела к тому, что животное стало опять пользоваться для различения фигур образами, механизмы описания которых локализованы в НВК.

Более детально механизмы описания пространственных отношений и их дробная локализация были изучены в другой работе [Глезер и др., 1982б], также выполненной на собаках. Методика аналогична описанной выше. Регистрировали время побежки животного к одному из четырех окошек, в котором находился подкрепляемый стимул. Исследовали, как меняются в результате экстирпации различных участков теменной коры и прилегающих к ней областей оценки разных характеристик, а данные дифференцирования по пространственным признакам сравнивали с тем, что получено при различении формы фигур (рис. 89, *А*). Все результаты анализировали по числу правильных ответов и по временному параметру. В качестве последнего, чтобы исключить время формирования и выполнения двигательного ответа, взяли разность


А
+
—
1
2
3
4
5
Б
I
II
%
100
80
60
40
20
а
б
Δt, мс
500
300
100
0
−100

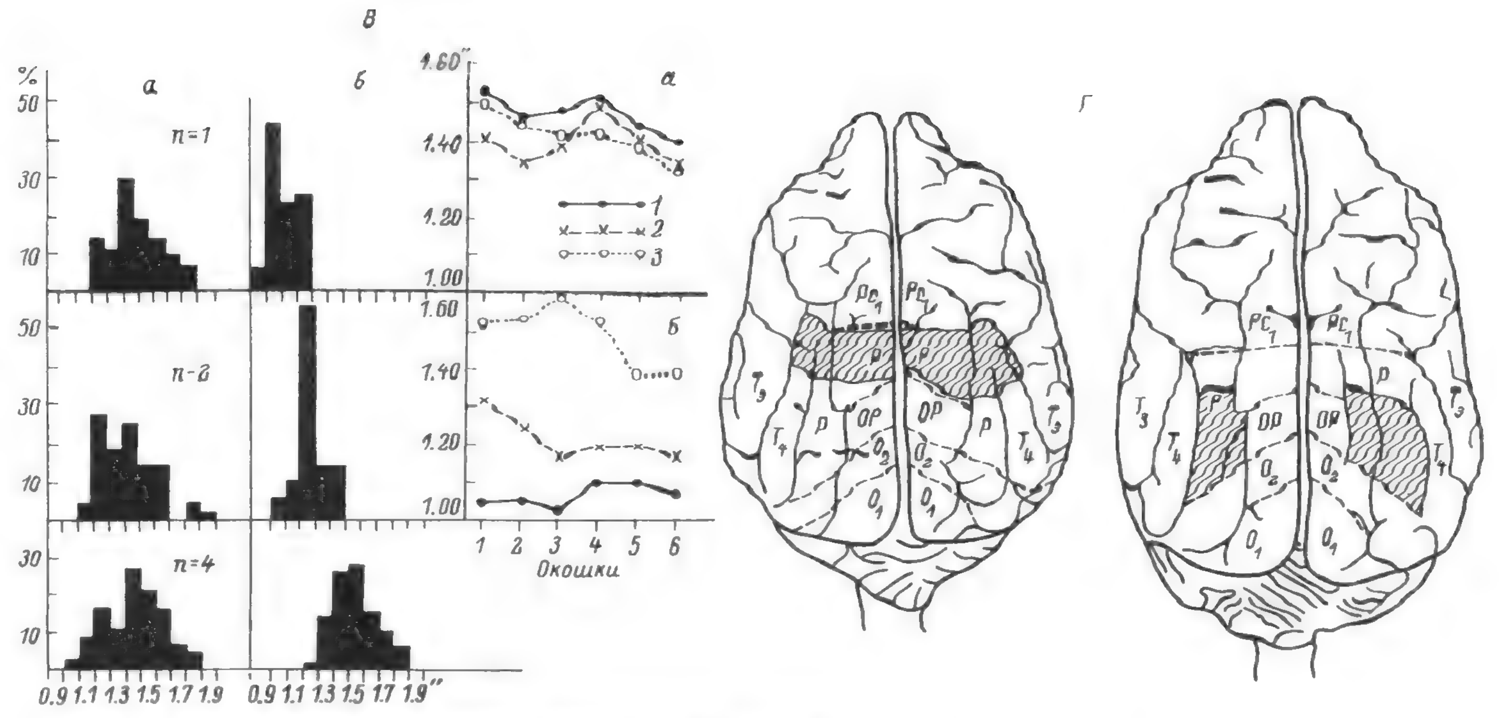


Рис. 89. Локализация механизмов описания пространственных отношений.

А — примеры изображений, использованных в опытах; *знаками* «+» и «—» показаны подкрепляемый и неподкрепляемый стимулы; *1* — стимулы, различающиеся взаимным положением двух фигур, *2* — положением точки относительно центра карточки, *3* — формой фигур, *4* — ориентацией линий, *5* — размером фигур. *Б* — доля, %, правильных ответов (*а*) и время выбора (*б*) у собаки до (*I*) и после (*II*) операции при дифференцировании формы фигур (*1*, *2*), ориентации линий (*3*, *4*) и положения точки относительно центра карточки (*5*, *6*); линии на уровне 80 и 50% — принятые критерии различения для двух и четырех стимулов соответственно; *1*, *3*, *5* — при выборе подкрепляемого стимула из двух изображений; *2*, *4*, *6* — то же из четырех. *В* — гистограммы распределения времени побежки к подкрепляемому стимулу при дифференцировании положения двух фигур (*слева*) и зависимость времени побежки от места подкрепляемого стимула (*справа*) в норме (*а*) и после экстирпации теменной коры (*б*); *n* — число одновременно предъявляемых изображений; *1* — при предъявлении одного подкрепляемого стимула, *2* — одного подкрепляемого с отрицательным, *3* — одного подкрепляемого с тремя отрицательными. *Г* — границы сечений, установленные сериальным морфологическим контролем у собак после экстирпации (обозначения полей по атласу [Адрианов, Меринг, 1959]).

времени побежки к положительному стимулу, когда его предъявляли самостоятельно и когда животные выбирали среди двух (Δt_2) или четырех (Δt_4) стимулов.

У интактных собак различение формы происходило так же, как описано выше. Животные быстро достигали критерия, за который принимали 80% правильных ответов. Сначала реакция проходила по механизму выбора ($\Delta t_4 > \Delta t_2$), и лишь после длительной тренировки (более 900 предъявлений подкрепляемой фигуры) Δt_2 и Δt_4 сравнялись (рис. 89, *Б*).

Выработка дифференцирования положения точки в окошке происходила гораздо медленнее и с большим трудом. Однако разница между Δt_2 и Δt_4 была с самого начала очень мала, а при достижении 80% правильных ответов Δt_2 и Δt_4 вообще не различались. Аналогичные данные (на рисунке они не показаны) получены при выработке дифференцировок по размеру. Здесь время также не зависело от того, выбирали ли положительный стимул (круг определенного размера) среди двух или четырех кругов разных размеров ($\Delta t_2 = \Delta t_4$). У тех собак, у которых исследовали дифференцирование взаимного расположения двух фигур, наблюдали несколько иные результаты: независимость времени побежки от числа стимулов была достигнута не сразу; как и в случае дифференцирования фигур, сперва работал механизм выбора и Δt_4 было больше Δt_2, что не вызывает удивления, поскольку в этих опытах требовалась оценка пространственного соотнесения разных объектов и прежде всего надо было опознать сами объекты. Эти результаты хорошо согласуются со сделанными ранее выводами, согласно которым описание образа производится по механизму последовательного выбора, а пространственные отношения описываются с помощью параллельно работающих операторов.

После такого обследования интактных животных у них экстирпировали различные участки теменной коры. Опишем результат сначала в общем виде. Оказалось, что после экстирпации число правильных ответов не изменилось. По внешнему поведению трудно было заметить какие-либо нарушения моторных координаций. Но резко изменились временные характеристики ответов (рис. 89, *Б*). В случае дифференцирования как формы, так и пространственных отношений произошел переход от зависимости $\Delta t_2 = \Delta t_4$ к зависимости $\Delta t_4 > \Delta t_2$. Это означает, что животное, утратив механизм описания пространственных отношений, стало пользоваться механизмом описания образа. Этот вывод мы уже делали на основании опытов с различением формы. Здесь он обоснован еще более, поскольку временные характеристики изменились при дифференцировании не только формы, но и пространственных отношений.

Может возникнуть сомнение, не является ли переход после операции от зависимости $\Delta t_2 = \Delta t_4$ к зависимости $\Delta t_4 > \Delta t_2$ следствием того, что нарушилась координация глазных движений и животному требуется больше времени на просмотр большого числа фигур. Контрольные эксперименты показали, что это не так. При различении ориентации линий время реакции по-прежнему не зависело от числа

изображений. Известно [Зрительное..., 1975], что при оценке ориентации переход к зависимости времени от числа изображений осуществляется после удаления 18-го и 19-го полей. Это свидетельствует о том, что результат, полученный при дифференцировании положения точки или пространственного соотношения фигур, нельзя объяснить ухудшением глазодвигательной координации.

Другое предположение заключается в том, что после операции плохая координация глазных движений и зрительного восприятия приводит к тому, что глаз не удерживается достаточное время на изображении и необходимы повторные контрольные просматривания. В этом случае на гистограмме времени реакции должны появиться дополнительные пики, а при усреднении время реакции будет больше. Эксперименты показали, что с увеличением числа стимулов максимумы распределения смещаются вправо без появления дополнительных пиков (рис. 89, *В*). И предположение, согласно которому переход к зависимости по выбору связан с тем, что поскольку животному труднее управлять положением взора, то одни окошки, например центральные, находятся в более привилегированном положении, чем другие, тоже оказывается неверным. После операции, когда положительный стимул расположен в разных окошках, увеличивается время пробежки к любому окошку без какого-либо предпочтения.

Что же означает переход после операции от опознания по типу $\Delta t_2 = \Delta t_4$ к опознанию по типу $\Delta t_4 > \Delta t_2$, несмотря на то что животные сохраняют способность оценивать положение объекта в пространстве и пространственные соотношения двух объектов? Может быть, оценка пространственных отношений переходит теперь к другим областям мозга? Сопоставим два факта. При поражениях теменной коры больной, который в отличие от животного может дать субъективный отчет о своем восприятии, теряет возможность оценивать пространственные отношения, хотя он способен в простейших случаях и не очень совершенно ориентироваться в пространстве. В наших опытах с животными пространственные задачи также были просты. После экстирпации произошел переход к временной зависимости, которая характерна для нижнего виска, т. е. для механизма, описывающего образы. Можно предположить, что дифференцирование стимулов после операции осуществляется путем оценки ситуации в целом с помощью сохранившегося механизма описания образа. Различные сочетания объектов или их частей, которые ранее описывал механизм пространственных отношений, позволяющий членить образ, описывать отношения между его компонентами и между отдельными образами, теперь утрачен. Ситуация на карточке, показываемой животному, теперь воспринимается как цельный образ.

Еще одно важное замечание, существенное для понимания излагаемых здесь представлений. На основании изменения временных параметров реакций мы предполагаем переход управления зрительным поведением от одной области мозга к другой. Но при этом число правильных ответов, по крайней мере при легких дифференцировках, не меняется. Это свидетельствует об участии в норме при организации зрительного поведения обоих главных механизмов,

работающих параллельно. Более подробно мы обсудим этот вопрос ниже.

Перейдем теперь к частным вопросам локализации механизмов пространственного восприятия. У собак разрушали разные участки теменной коры (рис. 89, *I*). После экстирпации задней ее части (сагиттальный отдел поля *P*) произошел переход от зависимости $\Delta t_2 = \Delta t_4$ к зависимости $\Delta t_4 > \Delta t_2$ для описания положения объекта в пространстве, взаимного положения двух объектов, а также формы, но сохранился прежний тип зависимости ($\Delta t_2 = \Delta t_4$) для дифференцирования размера и ориентации линии. После разрушения фронтальных отделов поля *P* нарушилась временная зависимость типа $\Delta t_2 = \Delta t_4$ для дифференцирования размеров изображений: она приняла вид $\Delta t_4 > \Delta t_2$. Дифференцирование линий разного наклона по-прежнему происходило по типу $\Delta t_2 = \Delta t_4$.

Таким образом, описания размера и положения имеют разную локализацию.

4. ИЗБИРАТЕЛЬНОЕ ВНИМАНИЕ И ОПИСАНИЕ ПРОСТРАНСТВЕННЫХ ОТНОШЕНИЙ

Приведенные выше данные, полученные различными авторами и с помощью разных методик, свидетельствуют о том, что в ЗТК локализованы две, казалось бы далекие друг от друга, функции: избирательное внимание и описание пространственных отношений. В этом утверждении, однако, нет ничего парадоксального, и обе функции отражают одну основную операцию, совершаемую ЗТК, которая хранит модели интра- и экстраперсонального пространства. Эти модели входят существенным звеном в зрительную модель мира. Формализация моделей пространства представителями новой дисциплины — теории искусственного интеллекта [см. обзоры: Психология..., 1978; Hunt, 1978] — позволяет предложить более широкое их толкование. Особо интересна для нас концепция фреймов.

Понятие «фрейм» введено Минским [Minsky, 1978]. Фрейм — структура данных, представляющая какую-либо стереотипную ситуацию. Когда зрительная система сталкивается с новой ситуацией, она сравнивает ее со структурами, запасенными в памяти. При необходимости хранящийся в памяти фрейм приводится в соответствие с реальностью путем изменения или замены его деталей. Например, фрейм, служащий для описания леса — вертикально ориентированных объектов (деревьев), образующих горизонтальные ряды, может быть применен для описания гребенки, частокола, вида города, порта с кранами, зрительного зала с рядами кресел и т. д. Фрейм можно рассматривать как набор пространственных операторов наподобие тех, что служат для структурного описания образа в правом полушарии (см. гл. IX). Различным наборам операторов соответствуют разные фреймы.

Тесная связь зрительной и тактильной сенсорики в ЗТК, проявляющаяся, в частности, в существовании полимодальных нейронов,

Рис. 90. Восприятие сложной картины при кратковременном наблюдении [по Глезер, Цуккерман, 1961]

позволяет думать, что зрительные фреймы сформировались вместе и на основе двигательно-тактильных в раннем онтогенезе. Такое предположение близко к концепции Маунткастля, обсуждавшейся выше. В заключительной главе этой книги будет обосновываться положение, что зрительные фреймы используются для описания не только пространственных отношений, но и более высоких логических отношений. В то же время предположение, что зрительные фреймы формируются в онтогенезе на основе моторного аппарата, не означает, что всегда одни и те же операторы используются для описания интра- и экстраперсонального пространства. Существует достаточно большое число фактов, обсуждавшихся выше, свидетельствующих о разделении зрительных и моторных функций.

Фрейм — схема, оценивающая ситуацию, — возникает, по-видимому, в ЗТК на основе описания грубых пространственных характеристик, о которых мы говорили выше. Механизмы выделения таких характеристик не тождественны описанию образов в виске. В пользу этого предположения свидетельствуют эксперименты, в которых изучали зависимость оценки ситуации от времени предъявления [Глезер, Цуккерман, 1961]. Наблюдателю показывали на некоторое время сложную картину и требовали описать, что он видел. В конкретном случае при предъявлении сюжета (рис. 90) на самое короткое время, когда наблюдатель что-то увидел, он сказал: «Кто-то поднял что-то на кого-то». Таким образом, наблюдатель верно оценил общую ситуацию, хотя не смог еще различить ни одного образа. Только при удвоении времени предъявления он смог увидеть сачок и какое-то животное, а еще при одном удвоении времени узнал лису. Заполнение ячеек фрейма, хранящегося в ЗТК, реализуется механизмом избирательного внимания. Согласно этому представлению, избирательное внимание следует рассматривать как

локальный запуск с помощью обратных связей операторов, измеряющих пространственные свойства. Таким образом, ЗТК — регулятор избирательного внимания.

Зрительное внимание традиционно связывают с глазными движениями. Поскольку мы неоднократно обсуждали эти представления, здесь лишь напомним, что, даже если речь идет о перераспределении внимания в пространстве, это необязательно связано с переводом взора наблюдателя. Но избирательное внимание — не только пространственный переход от одной точки в поле зрения к другой. В зависимости от задачи наблюдатель может пользоваться разными механизмами, локализованными на различных уровнях зрительной системы. Так, если от наблюдателя требуется обнаружить, когда что-то появляется в поле зрения, то эта задача выполняется полями НКТ, как подробно обсуждалось выше. Если необходимо опознание или описание объекта, это делается с помощью модулей, составленных РП проекционной коры. Таким образом, задачи, сформулированные на конечном этапе описания — на семантическом уровне модели мира, реализуются разными механизмами зрительной системы в зависимости от цели, поставленной перед наблюдателем.

Представление о том, что механизмом избирательного внимания является очаг повышенной возбудимости, перемещающийся по объему мозга, выдвинуто еще И. П. Павловым. С тех пор многие обсуждали эту проблему. Очень показательный модельный эксперимент на избирательное внимание проведен Гинсбургом [Ginsburg, 1976]. Известен психологический феномен, который заключается в следующем. Наблюдателю предъявляют рисунок, на котором изображена группа произвольно расположенных, одинаково ориентированных равносторонних треугольников. При длительном наблюдении все треугольники представляются направленными в одну сторону, как стаи птиц, летящих либо в одном, либо в другом, либо в третьем направлении. Эти направления для наблюдателя меняются непроизвольно, подобно тому, как происходит реверсия куба Неккера. Гинсбург проделал следующие эксперименты на картинках, преобразованных с помощью ЭВМ. Сделав Фурье-преобразование картинки, он разрезал полученную голограмму на несколько кусков и восстанавливал картинку из разных кусков методом обратного Фурье-преобразования. Среди восстановленных картинок оказались такие, на которых изображение состояло из углов, составленных двумя сторонами треугольников, причем на каждой картинке все углы были направлены одинаково. Но на картинках, восстановленных из разных кусков голограммы, их направления получились различными. Этот результат представляется очень убедительным для понимания изменений избирательного внимания как перехода очага повышенной возбудимости с одного участка нервной ткани на другой. В данном случае голограмма моделирует упорядоченное расположение двумерных пространственно-частотных описаний в проекционной коре, и изменение характера восприятия достигается переходом от одной области, с которой снимается информация, к другой.

Попытки морфологически проследить нейронные связи, через которые осуществляется этот процесс, дали следующие результаты [Mesulam, 1980]. В дорсолатеральной области поля 7 наиболее богато сосредоточены полимодальные сенсорные нейроны, т. е. здесь локализовано нейронное представительство экстраперсонального пространства. Сюда же почти исключительно поступают паралимбические входы из поясной извилины и из базальных лобных отделов — это как раз то, что необходимо для определения мотивационного значения сложных сенсорных событий, поскольку лобные отделы связаны с пищевой мотивацией, а поясная извилина — с более сложными мотивационными аспектами поведения. Месулам рассматривает поясную кору как локус лимбической интеграции, где конструируется мотивационное пространство в соответствии с прошлым опытом и текущими нуждами. Одновременно в эту же область направляются ретикулярные входы для модуляции активности, эфференты из нее поступают в лобные глазодвигательные поля и в претектальный район. Таким образом, налицо все компоненты, служащие для распределения зрительного внимания в экстраперсональном пространстве, лимбика определяет мотивационное значение стимула, ретикулярная формация позволяет локально выделить участок в нейронном представительстве, а эфферентные пути наводят (если это необходимо) глаз в нужную точку.

Нейрофизиологические данные свидетельствуют о том, что более высокие зрительные центры могут изменять возбудимость нижележащих. Так, показано, что проекционная кора влияет на возбудимость нейронов НКТ [Kalil, Chase, 1970]. Раздражение НВК меняет характеристики ответов НКТ и проекционной коры (правда, только в том случае, если внимание животного не привлечено к чему-либо в окружении) [Pribram, 1975]. Во фронтальной коре имеются нейроны, избирательно регулирующие проведение импульсации через релейные ядра таламуса, что осуществляется с помощью ретикулярного ядра таламуса [Skinner, Yingling, 1977].

Приведенные нейрофизиологические факты свидетельствуют (хотя и косвенно) в пользу предположения о том, что перераспределение внимания может осуществляться путем локального повышения возбудимости в нижележащих центрах под влиянием вышележащих. Термин «локальное повышение возбудимости» не дает здесь определенной нейрофизиологической интерпретации и означает только, что съем информации производится с данного локуса. Однако не представляется невозможным, что в локусе действительно повышается возбудимость. Это достигается с помощью ретикулярных механизмов [Нарикашвили, 1972], которые далеко не так неспецифичны, как считалось в первое время изучения ретикулярной формации.

Данные, полученные А. М. Иваницким и В. Б. Стрелец [1982], по-видимому, свидетельствуют о том, что избирательное внимание проявляется в увеличении возбудимости (усилении негативности) определенных нейронных структур. Авторы исследовали ВП в про-

екционной коре в ответ на два стимула, разделенных временным интервалом. Наблюдатель должен был сравнить эти стимулы и принять решение, сходны они или различны. Первый стимул, поскольку он был неожиданным и переменным, оказался более значимым, чем второй — эталонный. Оценивали разность ВП на первый и второй стимулы. В разностном ответе были выявлены две негативные волны с пиковой латентностью 140 и 200 мс. Авторы предположили, что корковая негативность отражает процесс селективного внимания к более значимому сигналу. Анализируя литературные данные, они пришли к выводу, что регуляция возбудимости осуществлялась через ретикулярное ядро таламуса.

Глава X

СОВМЕСТНАЯ РАБОТА ОСНОВНЫХ МЕХАНИЗМОВ ЗРИТЕЛЬНОГО МОЗГА. АСИММЕТРИЯ ПОЛУШАРИЙ И ОПОЗНАНИЕ

1 ХАРАКТЕРИСТИКИ ОПОЗНАНИЯ В ПРАВОМ И ЛЕВОМ ПОЛУШАРИЯХ

Данные, полученные при исследовании опознания, и вытекающие из них выводы сделаны в условиях центрального предъявления изображений, когда работали оба полушария головного мозга. Возросший в последние годы интерес к проблеме асимметрии больших полушарий и ее значению в высших психических функциях [см. обзоры: De Renzi, 1978; Cerebral..., 1983; Springer, Deutsch, 1983; Невская, Леушина, 1990] побудил рассмотреть роль асимметрии в процессе опознания образов, в результате чего появились работы по этой теме [Леушина и др., 1981а, 1981б, 1982а, 1982б; Невская и др., 1982], отличающиеся от предыдущих исследований тем, что постановка задачи и выбор экспериментального метода в них направлены на формализованное описание процесса зрительного восприятия с точки зрения теории опознания аналогично тому, как это делалось в условиях изучения целостного мозга. В результате этих исследований оказалось, что обсуждавшиеся выше представления о двух базисных механизмах скорее относятся к левому доминантному полушарию, а правое имеет свою специфику.

Методический прием исследования межполушарных различий при зрительном восприятии, неоднократно и успешно применяемый многими авторами [см. обзор: Леушина и др., 1982а], основан на особенностях морфологии зрительных путей у приматов. При кратковременном предъявлении изображения (что исключает его смещение по сетчатке вследствие движений глаз) в левое или правое полуполе зрения зрительная информация поступает сначала соответственно в правое или левое полушарие. Разумеется, вследствие наличия каллозальных связей затем возможен обмен информацией между полушариями. Но если время предъявления изображения достаточно мало, а иконическая память стерта маскирующим стимулом, то решения приходится принимать по ограниченному количеству информации. И тогда по различиям в опознании изображений, предъявленных в левое и правое полуполя, можно сделать определенные выводы о вкладе каждого из полушарий в процесс переработки зрительной информации.

В экспериментах, проведенных Л. И. Леушиной с соавторами [1981а] со здоровыми взрослыми наблюдателями, исследователи столкнулись с тем, что кривые зависимости числа правильно опознанных изображений, варьирующих по размеру, от времени предъ-

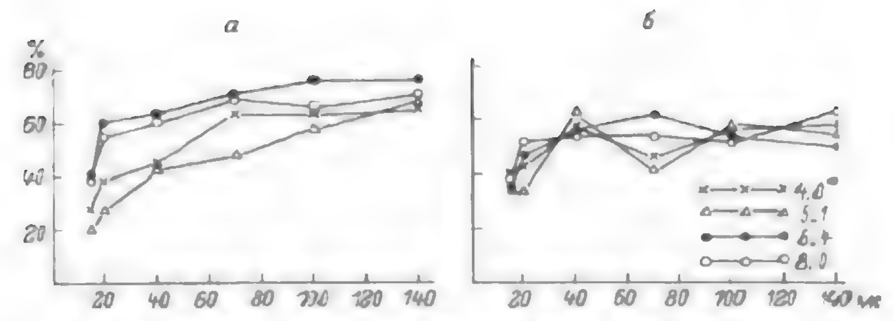


Рис. 91. Зависимость опознания формы от времени предъявления изображений разной величины в левом (а) и правом (б) полуполях зрения

явления шли по-разному, когда один и тот же набор предъявляли в разных половинах поля зрения (рис. 91). Наблюдателей знакомили с набором из четырех бессмысленных контурных фигур, и они выучивали их условные названия. Каждая фигура была представлена в четырех размерах. Фигуры показывали в 7° слева или справа от точки фиксации. Место предъявления, форму и размер фигур меняли в случайном порядке. В рассматриваемом случае от наблюдателя требовали только опознать изображение, т. е. назвать его форму. При предъявлении фигур в правом полуполе, т. е. когда они адресовались левому полушарию, кривые опознания формы для разных размеров шли совместно, переплетаясь. Однако при предъявлении фигур в левом полуполе те же кривые шли параллельно, не пересекаясь, т. е. опознание формы может быть лучше или хуже в зависимости от размера изображения.[1]

В опытах Н. Стефановой [1964] при центральном предъявлении изображений впервые было показано, что количество полученной наблюдателем информации не зависит от размера изображений, входящих в алфавит, которому обучен наблюдатель. Этот факт можно описать проще следующим образом. Если увеличить алфавит изображений, которому выучен наблюдатель, вводом добавочных изображений, новых форм, то соответственно (пропорционально двоичному логарифму от числа добавленных изображений) возрастет время, необходимое для опознания. Но если, не меняя числа различных форм, расширить алфавит введением разных размеров тех же фигур, то время на опознание не изменится. На основании этого эксперимента были сделаны выводы: описание формы инвариантно к изменениям размера изображения, каналы оценки формы и размера работают параллельно и независимо [Глезер, 1966], — что подтвердилось в многочисленных последующих опытах

---

[1] Здесь и далее мы будем говорить о результатах, характерных для большинства наблюдателей-правшей. Однако у определенной части исследуемых результаты оказались противоположными: те закономерности, которые у большинства выявлялись в левом полушарии, свойственны были у них правому, и наоборот. Этот вопрос достаточно подробно обсужден в статьях Л. И. Леушиной с соавторами.

и было распространено на другие пространственные свойства изображений [Зрительное..., 1975; Леушина, 1978].

Независимость опознания формы от размера изображения, характерная для левого полушария, согласуется с данными об инвариантности, полученными в условиях центрального предъявления стимулов. Таким образом, механизм инвариантного к изменениям размера описания формы локализован, по-видимому, в левом полушарии. Правое работает иначе. Параллельный ход кривых для разных размеров при предъявлении фигур в левое полуполе (рис. 91) позволяет предположить, что правое не обладает инвариантными свойствами: оно запоминает конкретную фигуру определенного размера, в нем нет отдельных каналов для оценки формы и размера.

Для проверки этого предположения были проведены эксперименты, в которых от наблюдателя требовали не только опознать фигуру, но и оценить ее размер. Если высказанное выше предположение верно, то в правом полушарии описания формы и размера должны быть сцеплены между собой: при правильной оценке размера вероятность правильного опознания формы должна быть выше, чем при неправильной, и при правильном опознании формы правильная оценка размера должна происходить в большем числе случаев. Результаты экспериментов подтверждают это предсказание (рис. 92). Напротив, при предъявлении тех же изображений в правом полуполе, т. е. левому полушарию, при правильном опознании одного свойства опознание другого не улучшилось и наблюдалась даже тенденция к ухудшению. Ее можно объяснить тем, что каналы формы и размера оказывают взаимотормозное влияние, которое уменьшается, когда решения в одном из каналов нет и оценка на выходе его принимается случайно. Аналогичные данные получены при опознании изображений, варьирующих по форме и местоположению [Леушина и др., 1982а, 1982б].

О существовании инвариантного описания в левом полушарии и отсутствии его в правом свидетельствуют также данные Э. Бартусявичуса [1984], в психофизиологических экспериментах изучавшего, как влияет на опознание сходство предъявляемых изображений. Оказалось, что два изображения, одно из которых — преобразованный вариант другого (например, повернуто или отображено зеркально), точнее воспроизводились (наблюдатель рисовал изображения), когда предъявлялись левому полушарию. В тех же опытах преобладало правое полушарие, когда требовалось воспроизвести два несходных изображения. Иными словами, левое полушарие справляется с задачей лучше в том случае, когда можно запустить механизм инвариантности.

Роль левого полушария в обеспечении инвариантного опознания зрительных образов подтверждается также данными клиники односторонних поражений головного мозга [Кок, 1967]. При дефектах в правом полушарии, когда задача опознания падает преимущественно на левое, наблюдается повышенная инвариантность: больные путают буквы q и p, не могут отличить большой круг от маленького,

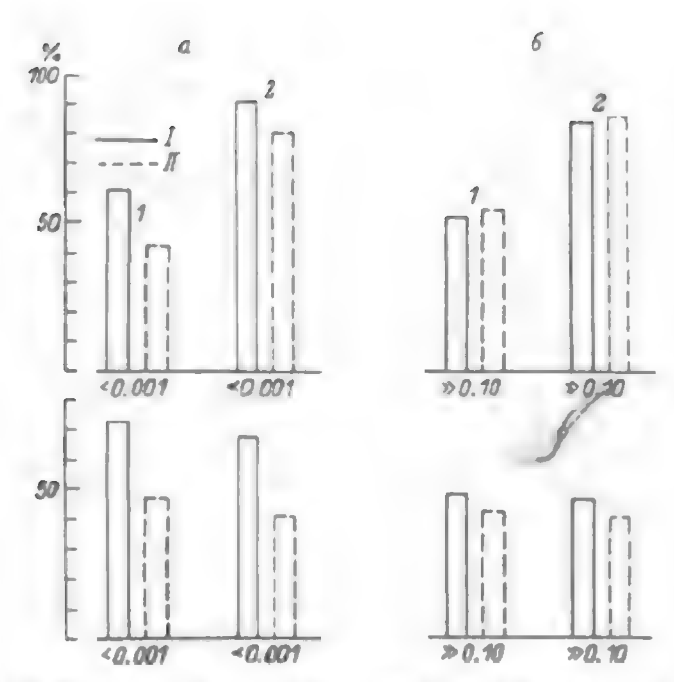


Рис. 92. Вероятность правильного опознания формы (*1*) или размера (*2*) изображения в случае правильного (*I*) и неправильного (*II*) опознания второго свойства в левом (*а*) и правом (*б*) полуполях у двух наблюдателей [по. Леушина и др., 1981б].

Цифры — достоверность различий.

при предъявлении предметов для опознания делают необоснованные обобщения. В опытах Л. И. Леушиной и соавторов [1981а, 1981б] различия между полушариями по инвариантности были хорошо выражены только в первые дни исследования. По мере тренировки эти различия исчезали, и ход кривых в обоих полуполях зрения становился тождественным. Этот результат свидетельствует о возникновении инвариантности в правом полушарии, которую можно назвать вторичной в отличие от инвариантности в левом полушарии, которая не требует обучения.

Хэбб [Hebb, 1949] выдвинул гипотезу, согласно которой инвариантное к ряду преобразований опознание образа достигается путем выучивания и объединения различных вариантов. Как показало исследование зрительного опознания в ходе онтогенеза, это не единственный и даже не основной тип инвариантности. Щенки, воспитанные в условиях предметной или полной световой депривации, не отличались от нормальных ни по скорости выработки зрительной дифференцировки, ни по сохранению ее при различных преобразованиях исходных фигур [Глезер и др., 1970; Зрительное..., 1975]. Авторы пришли к выводу, что инвариантность — следствие врожденной организации нейронных сетей.

Однако механизм выученной инвариантности путем обобщения, о котором писал Хебб, также существует. Например, А. А. Невская [1966] при исследовании у человека инвариантности к зеркальным преобразованиям изображения тем же приемом, что использован в опытах Н. Стефановой, получила следующие результаты. При введении в алфавит вариантов изображений, отличающихся зеркальным поворотом, время опознания в первый день изменилось, что свидетельствует о восприятии наблюдателем зеркальных вариантов как новых зрительных образов. Однако после нескольких дней тренировки время опознания, увеличенное за счет введения зеркальных вариантов набора изображений, стало таким же, как и для исходного. Механизм выработки обобщения по форме связан с правым полушарием. Более подробно это будет обсуждено ниже. Исследования, проведенные на больных с расщепленным мозгом, показали, что правое полушарие превосходит левое в способности устанавливать ассоциации по внешнему сходству или структуре изображений [Franco, Sperry, 1977].

Появление механизмов, позволяющих описывать форму изображения инвариантно к ряду преобразований, — достижение эволюции. При сравнении зрительного дифференцирования у рыб, собак и обезьян [Праздникова, 1966; Зрительное..., 1975] обнаружено, что животные, стоящие на разных уровнях эволюционного развития, резко различаются по способности узнавать изображения после некоторых их преобразований. Если у рыб выработать различение двух фигур, например квадрата и круга, то после изменения их цвета дифференцировка исчезает, и ее нужно вырабатывать заново. Обезьяны в аналогичных опытах выбирают положительную форму независимо от изменений ее цвета.

У человека механизмы инвариантного описания изображений начинают функционировать на сравнительно поздней стадии онтогенеза. В экспериментах Д. А. Фарбер и Т. Г. Бетелевой [1984], выполненных на детях разных возрастов, установлено, что, хотя маленькие дети уже способны классифицировать изображения по форме независимо от их размеров, характеристики опознания у них как в правом, так и в левом полушарии такие, которые у взрослого свойственны лишь правому полушарию, и лишь к 13 годам в левом полушарии развивается новый тип опознания по инвариантным признакам. Следовательно, вывод о том, что правое, невербальное полушарие является в эволюционном плане предшественником левого, вербального, вполне естествен.

Но следует подчеркнуть, что неправильно было бы отождествлять инвариантное описание образа с его словесным наименованием. Во-первых, инвариантное описание зрительных образов, как мы видим, существует уже у высокоорганизованных животных, таких как хищники и приматы. Данные, полученные на крысах, свидетельствуют о том, что их левое полушарие дает более обобщенное зрительное описание, а правое — более конкретное [Бианки, 1980]. Во-вторых, зрительное и логически-словесное обобщения не совпадают, что доказано опытами А. А. Невской [1967], сравнивавшей опознание

изображения, которые понятийно объединяются общим названием, но не могут быть получены одно из другого с помощью каких-либо оптических преобразований (например, рисунки собак разных пород или рука со сжатыми и рука с распрямленными пальцами), с изображениями, которые возникают одно из другого путем проективных преобразований. Если бы зрительная система могла выделить признаки, общие для пары изображений, называемых одним словом, и использовать эти признаки для опознания, то скорость получения информации была бы в обоих случаях одинакова. Оказалось, что даже после длительной тренировки человек опознает более медленно изображения, объединяемые только названием, чем варианты, полученные оптическими преобразованиями. Следовательно, варианты изображений, объединяемых только понятийно, не составляют единого зрительного образа.

Этот вывод подкрепляется работой Познера с соавторами [Posner et al., 1969], которые нашли, что время реакции при сравнении идентичных изображений (например, букв АА и аа), или изображений, отличающихся только по размеру (Сс), короче, чем при сравнении букв, отличающихся по форме и одинаковых только по значению (Аа). Отсюда сделан такой же вывод, как и в работе А. А. Невской: зрительное и вербальное обобщения происходят на разных уровнях. Веским доказательством в пользу представлений о разных уровнях обобщения являются также исследования Э. А. Костандова [1977], основанные не только на психофизическом материале, но и на электроэнцефалографическом анализе работы разных полушарий. Автором обнаружено, что в результате анализа изображения возникают два кода: зрительный и вербальный; причем оба сосуществуют в левом полушарии, хотя превалирует там вербальный.

2. РАЗЛИЧИЯ ОРГАНИЗАЦИИ МЕХАНИЗМОВ ОПОЗНАНИЯ В ПРАВОМ И ЛЕВОМ ПОЛУШАРИЯХ

Мы уже знаем, что существуют серьезные различия в механизмах опознания в разных полушариях. При предъявлении изображения в правое полуполе зрения, т. е. левому полушарию, вскрываются закономерности, которые можно объяснить в рамках математической теории опознания дискриминантным или классификационным подходом. Основное в этом подходе то, что первоначально полное описание на последующих уровнях становится вырожденным. Разделительные признаки, отграничивая области в многомерном пространстве, описывают не сами изображения, а различия между ними (см. рис. 85). Поскольку оси многомерного пространства описаний составлены в левом полушарии признаками, инвариантными к проективным преобразованиям изображений, описания вариантов, принадлежащих одному объекту, составляют в нем компактную область. Таким образом, создаются условия, позволяющие при обучении строить гиперплоскости, разделяющие обра-

ны друг от друга. Кодом образа становится набор сложных признаков, из которого невозможно восстановить изображение, так как сложный признак — разделительная гиперплоскость — указывает лишь, по какую сторону ее находится описание опознаваемого изображения. В связи с тем что в правом полушарии, как показывает экспериментальный материал, описание изображения более полное, можно предположить, что оно соответствует точке в многомерном пространстве простых признаков; следовательно, из него можно в какой-то мере восстановить исходное изображение.

Если почти 25 лет назад автор писал [Глезер, 1966. С. 177]: «В самом общем плане высшие этажи зрительной системы можно разбить на два отдела. Один из них производит классификацию... производя выбор из набора — словаря зрительных образов. Второй занимается детализацией образов... Методологический подход к исследованию этих двух отделов должен быть совершенно различным. Для первого существует хорошо разработанная теория. Это связано с тем, что проблема классификации, являясь первоочередной практической задачей, привлекла внимание большого числа инженеров и математиков. Подход к исследованию второго отдела представляется еще недостаточно ясным», — то в настоящее время положение изменилось кардинальным образом. Возник новый раздел теории опознания — структурный или синтаксический подход [см. обзор: Fu, 1977], который заключается в следующем. Проводится аналогия между структурой образа и синтаксисом языка (как увидим далее, это не просто аналогия, а гораздо более глубокая общность). Образы строятся из подобразов, последние в свою очередь — из далее неразложимых непроизводных элементов, подобно тому, как предложения составляются из слов, а слова — из фонем. Аналогично тому, что есть синтаксические правила построения предложения, есть и правила построения образа. Материальный носитель этих правил локализован в ЗТК (см. гл. VIII). Отношения между подобразами могут быть выражены математическими или логическими операциями. Набор этих операций составляет грамматику «языка» описания образов.

Структурный подход позволяет описывать большое множество образов любой степени сложности путем использования малого множества грамматических правил и непроизводных элементов. Как видим на примере сборки образов из заданных подобразов с помощью набора операторов, для построения образа существенны не только операторы, но и порядок их применения (рис. 93). Структурный метод позволяет давать описание как конкретных изображений, так и обобщенного образа. Последнее формируется на базе конкретных описаний отдельных вариантов, когда из них выкидываются те элементы и правила их соединения (операторы), которые характерны лишь для немногих вариантов, и сохраняется только общее и обязательное для всех.

При обсуждении различий между правым и левым полушариями, базируясь главным образом на клиническом материале, полученном при различных поражениях головного мозга, исследователи выска-

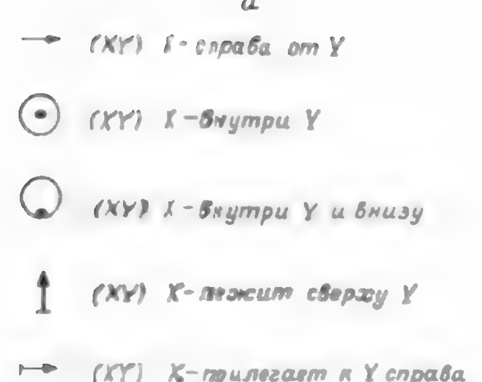


Рис. 93. Структурный метод описания образа [по: Fu, 1977].
а — операторы, *б* — примеры описания изображения.

зывали предположение, что левое полушарие обеспечивает обобщенное инвариантное опознание и классификацию образов, а правое — их точное описание [Young, 1962; Кок, 1967; Левашов, 1978]. Более прямые доказательства межполушарных различий механизмов зрительного опознания получены Л. И. Леушиной с соавторами [1981а, 1981б, 1982а, 1982б]. Наблюдателей обучали различать несколько контурных фигур, например *А* и *Б* (рис. 94). Время предъявления выбирали таким, чтобы процент правильных ответов был меньше 100. После обучения вместе с фигурами *А* и *Б* экспонировали изображения, которые образовывали переходный ряд между *А* и *Б*, а также те, что по степени сходства удалялись от *А* и *Б* в противоположные стороны. Наблюдатель не знал, что ему предъявляются другие фигуры, кроме *А* и *Б*, и относил любую фигуру к одной из альтернатив. Если верна гипотеза о том, что в левом полушарии описание образа происходит с помощью разделительных сложных признаков, выделяющих область в многомерном пространстве, то следует ожидать, что при показе изображений,

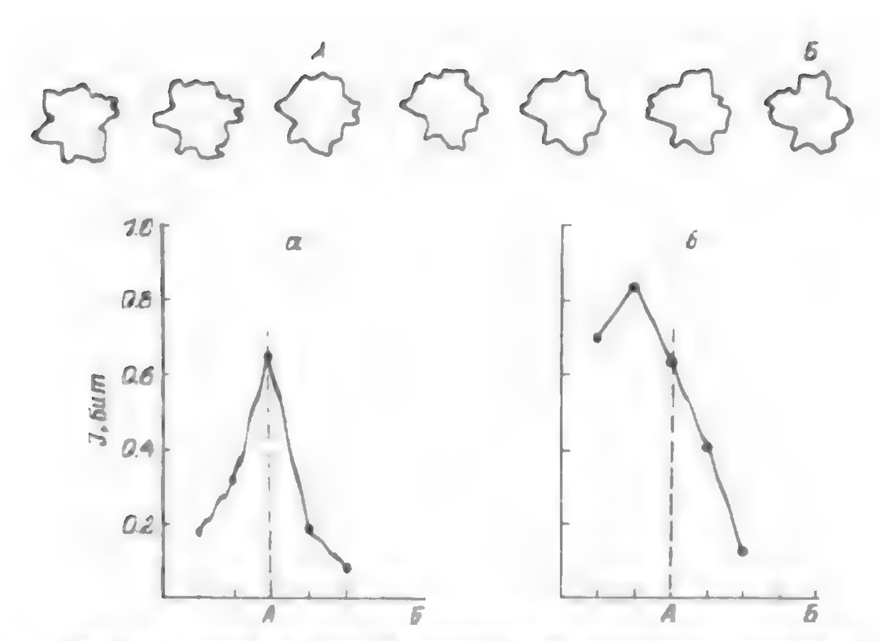


Рис. 94. Количество информации, получаемой при предъявлении выученных (*А*, *Б*) и близких к ним фигур в левом (*а*) и правом (*б*) полуполях зрения (по данным Л. И. Леушиной)

описания которых сдвинуты во внешнюю сторону от границы между выученными фигурами, вероятность правильного опознания будет увеличиваться. Напротив, в правом полушарии, где, согласно гипотезе, выученное изображение описывается как целое, составленное набором конкретных подобразов и правил их соединения между собой, отклонение в любую сторону от выученного образа должно дать уменьшение вероятности правильного опознания. Результаты приведенного эксперимента (рис. 94) подтверждают это предсказание.

Другие доказательства получены при анализе ошибок, возникающих при опознании в условиях дефицита времени. Наблюдателю предъявляли четыре фигуры (рис. 95, *А*—*Г*), предварительно научив его называть их. Время предъявления было меньшим, чем нужно для безошибочного ответа. Анализ систематических ошибок показал резкие различия их при предъявлении одних и тех же изображений в правом и левом полуполе зрения. В правом полуполе ошибки были симметричны, т. е. если фигуру *А* наблюдатель путал с *Г*, то *Г* — с *А*, и т. д. В левом полуполе ошибки несимметричны: если фигуру *А* он принимал наиболее часто за *Г*, то ошибок в противоположную сторону не было. Этот результат опять-таки естественно объясняется разными механизмами опознания в левом и правом полушарии. Сходство изображений можно описать как близость между ними в многомерном пространстве признаков. Следовательно, для левого полушария оправдано представление о зрительном образе

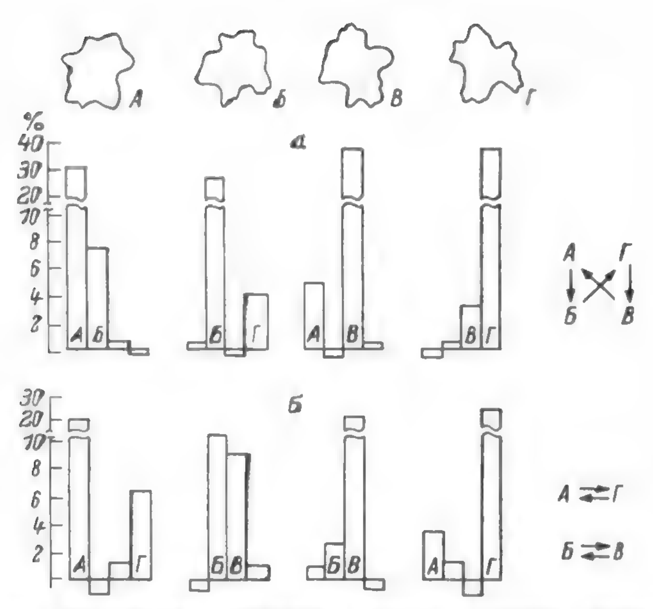


Рис. 95. Распределение неслучайных ответов (правильных ответов и систематических ошибок) при предъявлении изображений в левом (*а*) и правом (*б*) полуполях зрения [по: Леушина и др., 1981б].

Объяснения в тексте

как компактной области, выделенной в многомерном пространстве; для правого оно не проходит.

Следует отметить еще одно различие в распределении ошибок в разных полушариях. Симметричные ошибки, характерные для левого полушария, оказались одинаковыми для всех испытуемых, обученных узнавать данный набор фигур, т. е. все наблюдатели смешивали попарно фигуры *А* и *Г*, *Б* и *В*. Для правого полушария направления ошибок не совпадают для разных лиц, систематические ошибки строго индивидуальны. Этот факт интересен в том отношении, что еще раз доказывает: механизмы инвариантности в левом полушарии врожденные и не зависят от обучения; порядок сборки образа из подобразов в правом полушарии вряд ли может быть фиксированным, так как зависит от характера изображения.

3. ДВОЙНАЯ ДИХОТОМИЯ ЗРИТЕЛЬНОГО МОЗГА

Противопоставление абстрактное—конкретное, которое мы обсуждали для височной и теменной коры, прослеживается и для коры правого и левого полушарий. Таким образом, выявляется двойная дихотомия. На самом деле существуют глубокие различия между этими двумя дихотомиями, которые отображают разные принципы организации коры. Мы попытаемся выявить роль и зна-

чение каждой из них, а соответственно и каждого из четырех основных разделов зрительного мозга (левый висок, правый висок, левое темя, правое темя). На основании нейрофизиологических, психофизических и клинических данных, которые изложены в трех предыдущих главах, а также некоторых новых данных, позволяющих синтез всех предыдущих, будет сделана попытка представить общую схему работы высших отделов зрительной системы.

В самом общем виде можно сказать, что дихотомия «висок—темя» отражает разделение механизмов, служащих для инвариантного и конкретного описания, а дихотомия «правое—левое» отображает локализацию инвариантного и конкретного описания.

Е. П. Кок [1967] писала, что клинические факты заставляют принять предложенное подразделение (на пространственную агнозию при теменных поражениях и предметную при височных), хотя физиологические основы организации разных форм зрительного гнозиса еще неясны. Предлагаемая нами схема — попытка дать такие физиологические основы, так как, с нашей точки зрения, с каким-то приближением это уже стало возможным в связи с формулированием концепции модулей, на которой построены развиваемые здесь представления.

В клинической литературе долго дискутировали, где расположены механизмы, повреждение которых вызывает предметную агнозию: в височной или затылочной коре [Кок, 1967; Тонконогий, 1973]. Описанные выше исследования, проведенные в нашей лаборатории на животных, у которых можно четко локализовать очаг экстирпации, в отличие от клиники, где очаг поражения обычно обширен и может захватывать соседние отделы, свидетельствуют о том, что Е. П. Кок была права: конечным локусом зрительного образа является нижний висок. Но этот факт отнюдь не означает, что неверны данные клиницистов о возникновении предметной агнозии при повреждении затылка. Ясно, что при поражениях престриарной коры, где сосредоточены механизмы выделения и описания подобразов (см. гл. V), должен нарушиться и процесс описания образа. Поэтому при повреждениях затылочно-височной области всеми клиницистами согласно констатируется предметная агнозия. При поражении затылочно-теменной области возникает симультанная агнозия, а если нарушение двустороннее и зашло еще более кпереди — синдром Балинта, который мы обсуждали выше.

При симультанной агнозии больной не может видеть одновременно более одного предмета. В результате он не может понять содержание картины, находящейся перед ним, хотя правильно опознает отдельные объекты. Очевидно, что в этом случае нарушен механизм последовательного перехода от одного образа к другому, который работает в нормальных условиях. Напомним, что при предъявлении здоровому человеку нескольких изображений в поле зрения опознание их происходит последовательно [Глезер, Невская, 1964]. Нетрудно видеть, что симптоматика симультанной агнозии весьма близка к тому, что наблюдается при синдроме Балинта. Многие клиницисты отождествляют эти два случая. Разница в том, что при

синдроме Балинта добавляется атаксия взора, так как в этом случае поражение распространено кпереди и захватывает поле *5* и центры, в которых формируется программа движений глаз. Синдром Балинта возникает при двусторонних повреждениях темени. Симультанная агнозия сильнее выявляется при левосторонних поражениях [Меерсон, 1982, 1989]. Я. А. Меерсон считает возможным вообще объединить предметную и симультанную агнозии. Основания для этого есть: в обоих случаях нарушено восприятие зрительных комплексов, хотя верно оцениваются отдельные их компоненты. Но нам представляется, что все же имеет смысл сохранить существующее разделение, так как при симультанной агнозии речь идет о невозможности собрать из образов сцену при сохранности отдельных образов, а при предметной теряются образы, хотя могут быть описаны элементы, из которых они составлены.

Таким образом, при левосторонних поражениях нарушается способность переходить от одного объекта к другому. При правосторонних повреждениях теряется способность перехода от одного элемента (подобраза) к другому — и возникает так называемая фрагментарность восприятия [Кок, 1967]: больной видит лишь один фрагмент изображения и, мысленно восстанавливая его до целого, ошибается, называя очки — велосипедом, букву **Я—О**, **Г—П** и т. д. При правосторонних поражениях больной не может также оценивать индивидуальные конкретные особенности реального объекта. Отдельные детали его игнорируются. Появляется склонность называть предмет обозначением более широкого обобщающего класса. В этом проявляется деятельность сохранившегося левого полушария.

Существен еще один факт из клинического материала. Я. А. Меерсон [1982] показывал больным рисунки с разобщенными деталями. Оказалось, что если не только разрознены детали изображения, но и изменено их положение друг относительно друга (например, предъявлен паровоз со смещенной трубой), то больной с поражением темени не узнает его. Если детали только разъединены, то больной правильно называет изображение, но не видит, что детали разобщены. Этот пример свидетельствует о роли темени в сборке изображения из деталей: если элементы сохраняют нормальное расположение относительно друг друга, то объект опознается левым виском, но последний не в состоянии оценить разобщенность элементов.

Стриарная и престриарная кора выделяют подобразы. Хотя подобразы могут выделяться механизмами, работающими без обучения, но они отражают структуру индивидуальных объектов в поле зрения, являясь частями фигур или целыми фигурами. Все изложенное выше позволяет предположить, что подобразы различно используются правым и левым полушарием. Правое склеивает из подобразов, запоминаемых правым виском, кодовые описания объектов с помощью пространственных операторов или пространственных схем (фреймов), хранящихся в теменной коре. Совместный код подобразов и фрейма в правом полушарии дает описание изображения. Оно неинвариантно. Выгода такого описания в том, что один и тот же набор простран-

ственных операторов (фрейм) может описывать разные изображения. Механизмы описания подобраза не фиксированы и могут служить для разных подобразов. Поэтому главное преимущество такого описания в том, что оно позволяет кодировать новые, ранее не показывавшиеся изображения.

Действительно, в исследованиях, проведенных как на здоровых людях, так и на больных с односторонними дефектами мозга и с разобщением полушарий, обнаружено, что если предъявлять изображения, ранее незнакомые наблюдателю, и требовать воспроизвести их или найти среди нескольких сходных альтернатив на ответной карте, то задание выполняется точнее, когда предъявление адресовано правому полушарию [Gazzaniga et al., 1965; Kimura, 1966]. Об этом же свидетельствуют рассмотренные ранее эксперименты Э. Бартусявичуса [1984]. При расстройстве этого механизма человек будет видеть вместо целого изображения отдельные его фрагменты. Это одно из проявлений предметной агнозии: видны детали, но нет способности их синтезировать.

Левая кора использует подобразы для синтеза из них в нижнем виске образов, коды которых инвариантны к определенным преобразованиям изображения. Подчеркнем, что в левом полушарии код образа создается без участия ЗТК в отличие от правого, где изображение описывается совместной работой виска и темени. Это подтверждается клиническими наблюдениями: в то время как височные и теменные поражения в левом полушарии хорошо разграничиваются по вызываемой ими симптоматике, при аналогичных поражениях правого полушария различия не столь ясны. Теменная кора левого полушария описывает с помощью фреймов пространственные отношения между зрительными образами и регулирует переход от одного образа к другому. Используя эти и другие данные, обсудим возможные нейрофизиологические механизмы опознания в левом и правом полушариях.

4 ГИПОТЕЗА О НЕЙРОННЫХ МЕХАНИЗМАХ ОПОЗНАНИЯ

Модули разбивают зрительное поле на ряд сегментов, в результате чего все поле зрения покрыто сегментами разной величины. Каждый такой сегмент выделяется и описывается модулем соответствующей величины и положения. Это описание представлено в виде распределения возбуждений нейронов модуля. В таком виде зрительная информация по-разному используется правой и левой половиной мозга.

Как из психофизических, так и из клинических данных следует, что подобразы в правом полушарии и образы в левом обследуются во времени последовательно. Такой процесс сканирования требует существования регулятора, им управляющего. Поскольку механизмом избирательного внимания, селектирующего различные участки поля зрения или разные уровни зрительной системы, является ЗТК, то она, очевидно, служит таким регулятором. В ЗТК

хранятся схемы ситуаций — фреймы. После предварительной оценки ситуации начинается последовательное сканирование: ЗТК посылает запросы в НВК и в другие отделы зрительной системы в зависимости от текущих потребностей организма, информация о которых приходит в ЗТК из лимбической и ретикулярной систем.

Нейроны нижневисочной и заднетеменной коры обладают пластическими свойствами, т. е. их реакция на определенный узор возбуждения, приходящий из предыдущего слоя, меняется в результате обучения. Здесь не имеет смысла обсуждать, какие свойства нейронов лежат в основе пластичности: фиксация при обучении изменений весов синаптических связей или же изменение весов, происходящее непосредственно в процессе опознания за счет влияний из других отделов мозга, например из гиппокампа, или же, наконец, изменения во внутриклеточном аппарате нейрона. Важен лишь сам факт пластичности. Рассмотрим, какую роль могут играть эти области в каждом из полушарий.

Правое полушарие. При предъявлении зрительной картины информация о сегментированном поле зрения поступает в правую ЗТК, где происходит, как уже говорилось, первичная оценка конкретной пространственной ситуации. Эта информация запускает соответствующий фрейм. Механизм избирательного внимания теменной коры по обратной связи выделяет один из модулей стриарной или престриарной коры. Подчеркнем, что в отличие от левого виска конвергенции на модуль высшего порядка в правой НВК нет и используется информация от конкретного модуля стриарной или престриарной коры. Сигналы с модуля поступают в пластические нейроны правой НВК, где хранится информация, полученная при обучении. Изображения опознаются нейронами правой НВК согласно общей схеме принятия решения на основе сведений, приходящих из модуля стриарной или престриарной коры в виде возбуждений клеток модуля, отражающих коэффициенты разложения изображения. Если образ составлен более чем одним модулем, а это, по-видимому, как будет показано далее, основной принцип работы правого полушария, то из теменной коры посылается запрос на обследование соседнего модуля и т. д. По существу этот процесс тождествен получившей широкое распространение процедуре анализа через синтез.

Поскольку для описания изображения необходимо запомнить более одного модуля, то помимо кодов модулей в памяти запасаются значения пространственных операторов, их соединяющих. Следовательно, в правом полушарии сложные зрительные сигналы описываются и запоминаются совместными усилиями виска и темени. Поэтому при удалении темени конкретное описание сложного изображения в правом полушарии оказывается разрушенным, но за счет работы левого виска остается инвариантный образ объекта. Описываемый механизм очень удобен для быстрого запоминания вновь предъявляемых изображений, так как возможно прямое применение рекуррентной процедуры обучения. По существу каждый новый зрительный сигнал, показываемый индивидууму, запоминается сразу

же или очень быстро независимо от того, есть ли на него ориентировочная реакция, которая отражает поведенческую значимость стимула, но не степень знакомства с ним (сенсорную значимость).

Из предполагаемой нейронной организации зрительных отделов правого полушария вытекает еще одно интересное следствие: запоминание картины со всеми ее подробностями — эйдетическое восприятие — является функцией правого полушария. Действительно, у детей вся зрительная кора работает по правостороннему принципу организации. Д. А. Фарбер и Т. Г. Бетелева [1984] показали, что у детей, судя по критериям различий между кривыми опознания формы при разных размерах изображений, отсутствует инвариантное опознание и наблюдается несимметричный тип ошибок независимо от того, предъявляются ли изображения в правое или левое полуполе зрения. Только в возрасте 12—14 лет у детей появляются инвариантность и симметричные ошибки в левом полушарии. Поэтому у детей так хорошо выражен эйдетизм. У взрослых он теряется и сохраняется лишь у некоторых лиц, в основном у художников, которых по другим характеристикам относят к типу с преобладанием правого полушария.

Левое полушарие. Основная особенность левой НВК — ее способность к инвариантному опознанию образов. Рассмотрим гипотетические принципы организации ее. Как уже упоминалось выше, предполагается, что в отличие от правого виска в левом модули разного размера и положения конвергируют на обобщенный модуль более высокого порядка (см. рис. 86). Выходные сигналы нейронов последнего образуют оси многомерного инвариантного пространства, в котором пластические нейроны — нейрофизиологические корреляты гиперплоскостей — выделяют образы, соответствующие различным образам.

Выше уже обсуждалось, что процесс принятия решения об образе, так же как и принятия решения о сложных признаках, описывающих образ, разворачивается во времени последовательно.

Процедуру организации последовательного опознания зрительных образов можно описать следующим образом. Теменная кора, грубо оценив ситуацию в поле зрения, разбивает его на области, каждая из которых предположительно соответствует отдельному изображению. После того как определено положение изображения, по обратным связям посылается запрос на стриарную или престриарную кору. В представленном в ней описании будет выделен участок, сигнал с которого направляется в левый висок.

В опытах с опознанием обычно предъявляют по одному изображению на ровном фоне, и задача разделения образов не стоит столь остро, как в реальных условиях зрения. Но даже при предъявлении изображения на гомогенном фоне зачастую обнаруживаются временные циклы в процессе опознания. Они видны как ступеньки на кривой зависимости вероятности правильного узнавания от времени [Глезер, 1966; Ванагас и др., 1978]. Авторы последней работы

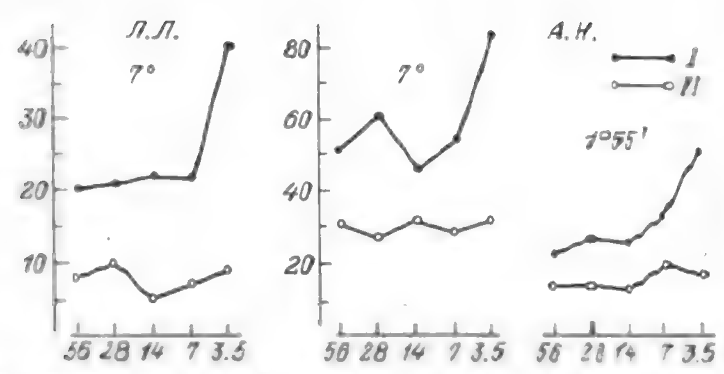


Рис. 96. Обнаружение изображений в левом (I) и правом (II) полях зрения в зависимости от степени фильтрации у двух наблюдателей [по: Невская, Леушина, 1990].

По оси абсцисс — число сохранившихся гармоник (циклов) в изображении; по оси ординат — зависимость числа ошибок от степени фильтрации; цифры над кривыми — размеры изображений

предполагают, что существование циклов отражает выдвижение гипотез по данным предварительного анализа в блоке принятия решения и проверку этих гипотез, посылаемых для сличения в блок сравнения.

После опознания одного изображения по запросам из темени обследуются другие изображения в поле зрения. По мере выявления новых образов левая теменная кора с помощью хранящихся в ней фреймов описывает отношения между ними. Речь идет о пространственных отношениях, как и в правой теменной коре; но если там происходит описание отношений между элементами изображения, то здесь — между образами, в результате чего происходит описание сцены. Можно привести следующие экспериментальные факты в пользу предлагаемой схемы функционирования левого и правого полушарий.

В психофизических экспериментах наблюдателям показывали на короткое время (10—40 мс) изображение с последующей маскировкой в правом и левом полуполях зрения (рис. 96). Наблюдатель должен был оценить, справа или слева от точки фиксации возникло изображение. Оказалось, что независимо от степени фильтрации (на оси абсцисс показано, сколько циклов на изображении оставлено) число ошибочных ответов не меняется, когда сигнал адресуется левому полушарию, но при самой сильной степени фильтрации, когда оставалось всего 3.5 цикл/изображение, число ошибок в правом полушарии существенно возрастало. Заметим, что это зависело не от пространственно-частотного состава изображения (числа циклов/град), а именно от номера гармоники в модуле, описывающем изображение, поскольку результат был одинаков для изображений величиной и 7°, и 2°. С точки зрения модели модулей, этот факт можно объяснить следующим образом. Модули левого полу-

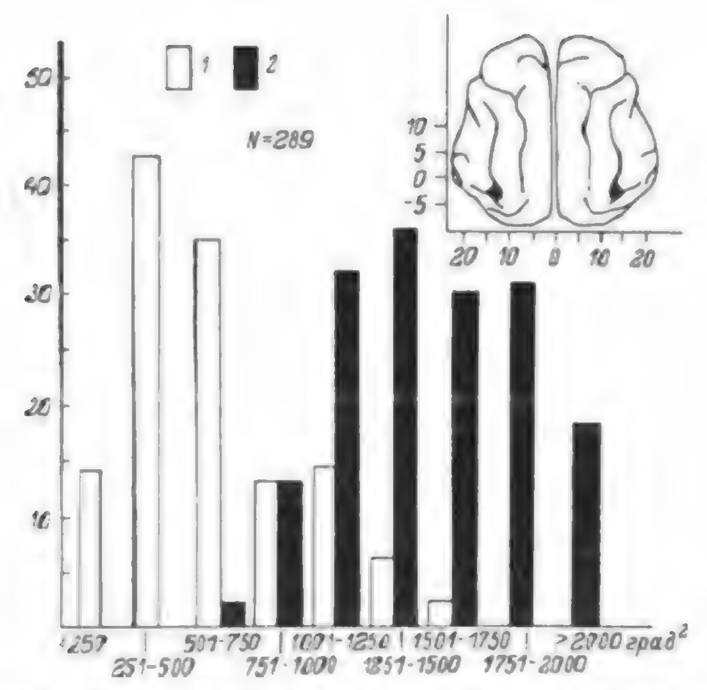


Рис. 97. Распределение размеров РП нейронов 21-го поля кошки в правом (1) и левом (2) полушариях [Габибов, Глезер, 1985].

На вставке — схемы наружной поверхности мозга кошки; зачернены области, в которых локализованы нейроны — выходные клетки РП с асимметричными свойствами (выход за пределы этих областей ведет к уравниванию РП по размеру)

шария больше по размеру своих РП, чем модули правого полушария. Это предположение подтверждено прямым нейрофизиологическим экспериментом (рис. 97). Распределения величин РП в 21-м поле у кошки, которое является гомологом НВК приматов, действительно резко различаются.

Этот результат позволяет объяснить психофизический эксперимент. Если изображение оценивается по первым гармоникам, наивысшей из которых является 4-я, то значительное ухудшение опознания (увеличение числа ошибок) при оставлении четырех гармоник в изображении означает, что оценка происходит не за счет модуля, соответствующего размеру изображения, а за счет модулей меньшего размера. Для них гармониками являются более высокие частоты, поэтому оценка возможна. Но это означает, что действительно правое полушарие даже для такой простой операции, как оценка положения, использует информацию от нескольких модулей. Напротив, отсутствие ухудшения опознания при максимальной фильтрации, когда работает левое полушарие, свидетельствует о том, что оно использует крупные модули, РП которых соответствуют изображению.

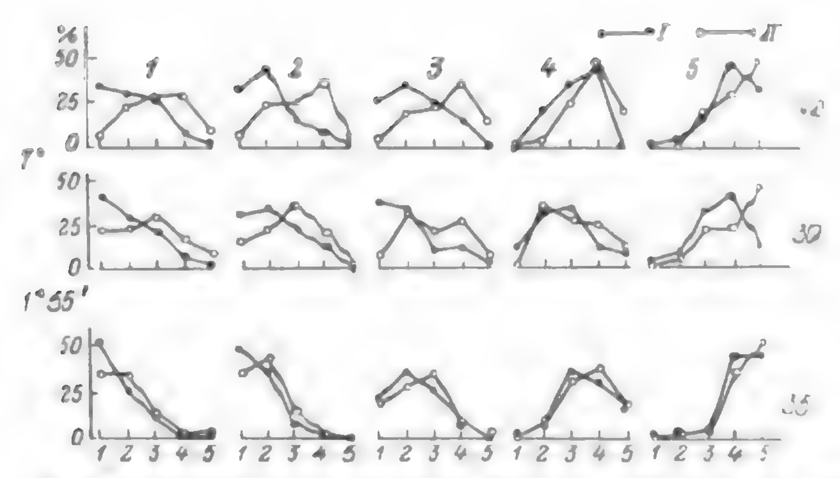


Рис. 98. Распределение ответов о степени размытости изображений при предъявлении в левом (*I*) и правом (*II*) полях зрения [по: Невская, Леушина, 1990]

По оси абсцисс — оценка размытости; по оси ординат — число случаев ответов с данной степенью размытости. 1—5 вверху — степени фильтрации. Цифры слева — размер стимулов, справа — экспозиция, мс

Интересен также факт лучшей оценки в левом полушарии при кратковременных предъявлениях: кривая числа ошибок идет значительно ниже для этого полушария. Его следует объяснить тем, что ответ низких частот возникает быстрее (см. гл. I, IV).

Аналогичный вывод об использовании левым полушарием одного модуля, а правым — нескольких для оценки изображения может быть сделан из психофизических экспериментов, в которых наблюдатель должен был оценить степень четкости—размытости изображения. Изображения были отфильтрованы по ПЧ по пяти уровням. Соответственно наблюдатель должен был оценить степень фильтрации по субъективному ощущению видения изображения четким или размытым. Оценка производилась по 5-балльной шкале. Наиболее четкие изображения оценивались баллом 1, наиболее размытые — 5. Из рис. 98 следует, что наиболее реалистично оценивается степень размытости правым полушарием. Оно имеет возможность правильно оценить высокие ПЧ, поскольку использует модули с РП разной, в том числе малой, величины. Левое полушарие, используя модули, у которых РП соответствуют изображению по величине, оценивают изображения более размытыми, чем они есть на самом деле. Лишь при наиболее отфильтрованных изображениях, т. е. в том случае, когда изображение описано только нижними гармониками, левое полушарие дает правильную оценку.

Все эти результаты не зависят от размера изображения. Это еще одно свидетельство в пользу модели модулей. Не пространственно-частотные каналы, а гармоники модулей являются элементами описания формы.

5. ИНВАРИАНТНОСТЬ И КОНКРЕТИЗАЦИЯ

Резюмируя изложенное в предыдущем разделе, можно сказать, что оба полушария описывают, запоминают и узнают зрительные образы, хотя делают это разными способами, используя различные нейрофизиологические механизмы, в результате чего при односторонней патологии полушария оказываются до некоторой степени взаимозаменяемыми. Основным для образа является его инвариантность, и механизмы ее также различны в разных полушариях. В левом она обеспечивается, согласно модели модулей, конвергенцией модулей предыдущих уровней на модуль НВК, в результате чего инвариантность обеспечивается инвариантностью осей n-мерного пространства, образованного модулями НВК. Вторым фактором, обеспечивающим инвариантность в определенных пределах, является то, что гиперплоскости, формируемые обучающимися нейронами, выделяют область в n-мерном пространстве. Последнее означает, что изображение может варьировать в определенных пределах без того, чтобы это сказалось на составе сложных признаков, описывающих образ.

Наконец, существенное значение имеет тот факт, что гармонический базис представлен в виде лог-частотного полярного Фурье-разложения. В этом случае изменения величины изображения, вызывая сдвиг по частотной или ориентационной шкале, не меняют формы локального спектрального описания (паттерна возбужденных нейронов) [Cavanagh, 1985]. Каванаг предполагает, что интеграция описания предмета в НВК происходит путем суммирования там локальных преобразований на предыдущих уровнях. Нейрон на глобальном уровне складывает по пространству выходы всех нейронов, настроенных на одинаковые ориентацию, ПЧ и фазу. Пока нет доказательств в пользу такого пространственного объединения модулей предыдущего уровня. Однако рассуждения о роли лог-частотного описания сохраняют свое значение и в пределах одного модуля стриарной или престриарной коры и могут быть использованы для создания одного из механизмов инвариантности.

В правом полушарии в отличие от левого инвариантность обеспечивается не врожденными механизмами; она вырабатывается в ходе обучения. Если в левом полушарии сразу отграничивается область в n-мерном пространстве описания изображений, то в правом она склеивается объединением точек, поскольку правое полушарие дает описание изображения в виде точки в n-мерном пространстве. О том, что склеивание происходит путем обучения, как это предполагал Хэбб [Hebb, 1949], свидетельствуют следующие психофизические и поведенческие эксперименты.

Наблюдателю показывали фигуру типа изображенной на рис. 94, а затем через некоторое время одновременно предъявляли четыре фигуры, одна из которых была тождественна первой, но могла быть повернута относительно нее от 0 до 180°. Оказалось, что, когда стимулы адресовались к левому полушарию, опознание тестовой фигуры было исходно инвариантным и уровень инвариантности

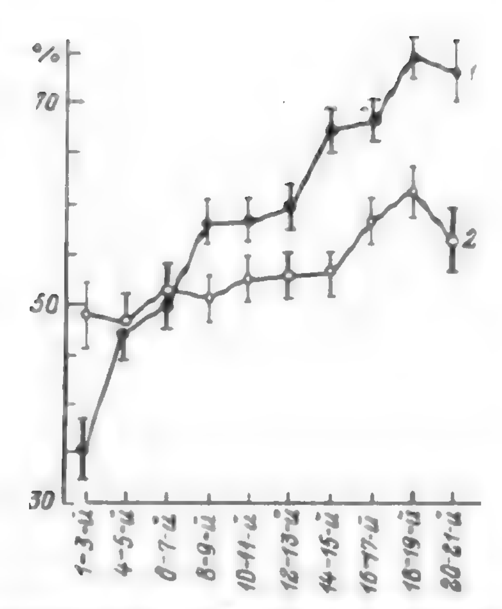


Рис. 99. Опознание повернутых изображений в правом (1) и левом (2) полушариях в зависимости от тренировки [по: Невская, Леушина, 1990]

По оси абсцисс — дни эксперимента; по оси ординат — число правильных ответов

практически не менялся в ходе тренировки, день ото дня (рис. 99). Совершенно иная картина наблюдалась в правом полушарии: исходно инвариантность отсутствовала полностью, но с каждым днем она увеличивалась, и в конечном итоге преимущество перешло к правому полушарию.

Совершенно аналогичные результаты были получены в поведенческих опытах на животных (рис. 100). У кошек с экстирпированными 21-м полем, ДЛС и ВЛС ЛССО и 7-м полем в правом полушарии инвариантность наблюдалась в первых же пробах, а при экстирпации тех же областей в левом полушарии она нарастала от опыта к опыту.

При обсуждении проблемы инвариантности, конкретизации и роли двойной дихотомии мозга для нее мы можем теперь рассмотреть вопрос, который намеренно пока оставляли в стороне. Речь идет о существовании параллельных раздельных каналов, служащих для кодирования формы и различных пространственных свойств. Эти представления были впервые развиты в нашей лаборатории [Глезер, 1966; Зрительное..., 1975; Леушина, 1978, и др.] и получили независимое подтверждение в ряде зарубежных работ [Tolhurst, 1973, Cavanagh, 1977; Hubel, Livingstone, 1987; Livingstone, Hubel, 1987; Ramachandran, 1987; Treisman, 1987]. Следует, однако, упомянуть и о противоположной, притом более традиционной, точке зрения, согласно которой зрительная система не вырабатывает инвариантного описания; оно всегда конкретно. Предполагается, что для установ-

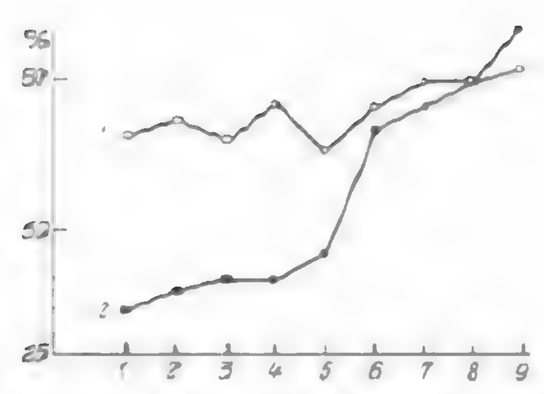


Рис. 100. Опознание повернутых изображений у кошек с удаленным правым (1) или левым (2) полушарием в зависимости от тренировки.

По оси абсцисс — опыты, по оси ординат — число правильных ответов

ления тождества двух форм зрительная система нормализует их конкретные описания (например, приводит к одному масштабу и ориентации).

Эти результаты основаны в первую очередь на экспериментах, в которых наблюдатели должны указать, одинаковы ли по форме два изображения. При этом последние отличались по размеру, ориентации, цвету и т. п. Оказалось, что при увеличении различий по этим свойствам время ответа монотонно нарастало [Cohen, 1971; Shepard, Metzler, 1971; Sekuler, Nash, 1972; Невская, 1976; Besner, Coltheart, 1976; Shepard, Cooper, 1986]. Отсюда был сделан вывод, что описание является конкретным, а инвариантность — следствие нормализации.

Как совместить две противоположные концепции, основанные на двух противоречащих друг другу фактах? Одни эксперименты позволяют утверждать, что время принятия решения зависит от степени трансформации изображения, другие это отрицают. Напомним, что еще в 1964 г. Н. Стефановой было показано, что увеличение числа изображений в алфавите путем предъявления тех же изображений разной величины не увеличивает время опознания, как это происходит при увеличении числа разных форм. Этот факт свидетельствует о том, что оценка формы и величины осуществляется в разных параллельных каналах [Глезер, 1966]. Впоследствии было получено много аналогичных фактов. Подойти к объяснению противоположных концепций, основанных на, казалось бы, противоречащих друг другу фактах, можно на основании дихотомии «правое — левое».

Резюмируя все работы по этой проблеме, ссылки на которые были приведены выше, можно утверждать следующее. Независимость опознания преобразованных изображений от времени характерна для изображений, с которыми наблюдатель хорошо знаком. В тех случаях, когда предъявляются малознакомые изоб-

ражения, время реакции зависит от степени преобразования. Чем более изменены ориентация или ракурс, тем больше времени требуется для «мысленного поворота» ее в исходное положение, с которым производится сравнение. Хорошо знакомые изображения — те, на которые вследствие обучения выработаны сложные признаки. Это осуществляет левое полушарие. Для правого полушария такого обучения не требуется, поскольку оно для описания изображения использует врожденные механизмы модулей и выработанные в онтогенезе механизмы фреймов. Механизм мысленного поворота можно представить в виде перебора фреймов до совпадения преобразованного изображения с эталонным. Напомним, что в опытах с последовательной экстирпацией 21-го, а затем 7-го поля у одной группы кошек и 7-го поля, а затем 21-го у другой группы инвариантность восстанавливалась в первом случае и не восстанавливалась во втором (см. гл. VI). Отсюда был сделан вывод, что ЗТК необходима для выработки инвариантного описания путем объединения фреймов, описывающих изображения при его разных преобразованиях. Можно предположить, что при мысленном повороте осуществляется переход от одного фрейма к другому в рамках выработанного набора.

Обсудим еще один аспект проблемы соотношения инвариантного — абстрактного и конкретного — описания. Как уже обсуждалось выше, зрительное восприятие не состоит только из процесса узнавания. Мы должны не только опознать дерево, но и увидеть его со всеми деталями, взаиморасположением сучьев, ветвей, листьев, прожилок на листьях, оценить их размеры, ориентации и т. д. Это типичный случай зрительной ситуации, которая состоит из отдельных и соподчиненных объектов, находящихся в различных пространственных взаимоотношениях. Необходимо полностью описать эти объекты и связи между ними.

Подчеркнем разницу между описанием объекта (хотя бы и неинвариантным — в правом полушарии) и конкретизацией его. В обоих случаях это получение кода изображений, но в первом — невербальное наименование его, а во втором — оценка его размера, местоположения, ориентации в пространстве, расстояния, угла между двумя деталями и т. д. Как обсуждалось во Введении, на выходе зрительной системы благодаря механизму конкретизации возникает описание физических характеристик объекта, которым затем уже даются словесные обозначения, как и в случае образа. Процесс конкретизации запускается с ЗТК и осуществляется с помощью механизма избирательного внимания. Необходимость большей или меньшей степени конкретизации определяется на основании мотивационных потребностей организма.

В процессе конкретизации пространственных свойств объекта можно выделить две стороны. Это выражается в том, что существуют две категории фреймов: описывающих пространственные отношения и пространственные свойства. Во фреймах пространственных свойств содержатся шкалы для измерения последних. Результаты ранее рассмотренных опытов, в которых при разной локализации повреждений

в ЗТК страдает либо описание отношений между фигурами, или измерение пространственных характеристик фигуры, свидетельствует о том, что эти фреймы локализованы в разных участках ЗТК. Если объект достаточно велик или в поле зрения присутствует несколько объектов, то задача определения пространственных отношений между объектами или элементами внутри объекта сводится к подсоединению подходящего фрейма. Мы ничего не можем сказать сейчас о его нейронной организации. Можно лишь предположить, что таковая аналогична по конструкции престриарному модулю. Если объект мал и сопоставим с размером модуля стриарной коры, то запрос обращается к соответствующему линейному модулю стриарной коры, и последний дает полное описание участка зрительного поля со всеми деталями в нем. При этом будут описаны и пространственные отношения между всеми элементами в пределах модуля.

Вторая сторона конкретизации — измерение индивидуальных характеристик объекта, таких как его местоположение в поле зрения, ориентация, размер и производные от них. Опыты, в которых от наблюдателя требовалось обнаружить объект, показали, что в простейших случаях, когда обнаружение не связано с выявлением его характеристик, сведения о месте объекта в поле зрения поставляются полями НКТ. К этому уровню и обращается запрос соответствующего фрейма ЗТК. Такой запрос делает фрейм общего зрительного пространства.

В опытах с оценкой размера [Зрительное..., 1975; Леушина, 1978] установлено, что запрос может посылаться на разные уровни: на НКТ, проекционную кору, престриарную кору. В одной из работ при оценке размера искусственно вводили ситуацию, моделирующую избирательное внимание [Глезер и др., 1982в]. Наблюдателю предлагали оценить размер треугольника, составленного из полос одной ориентации и предъявлявшегося на фоне, образованном полосами перпендикулярного направления. Наблюдатель смотрел на треугольник через бегающую по нему апертуру, диаметр которой от пробы к пробе меняли. Затем наблюдателю предъявляли пять треугольников разной величины и просили выбрать тот из них, который был одинакового размера с тестовым. Замысел опыта состоял в следующем. Если измерение величины фигуры состоит в обращении к модулю, ее описывающему, то вводом апертуры можно навязать неадекватный модуль. Действительно, чем меньше была апертура, тем меньше казался наблюдателю треугольник. Этот эксперимент интересен и тем, что косвенно доказывает существование модулей разного размера.

Опыты по оценке ориентации были проведены нашими болгарскими коллегами [Якимов, Митрани, 1982]. Они предъявляли наблюдателю облако эллипсовидной формы, составленное из хаотически разбросанных точек, и предлагали оценить его ориентацию. Оказалось, что все наблюдатели проводили линию ориентации облака точек в соответствии с методом минимальных квадратов Гаусса. Глубокий смысл этого метода состоит в том [Lange, 1963], что если представить результаты измерения двух последовательностей из n

значений в виде двух n-мерных векторов, то сравнение их заключается в нахождении обобщенного направляющего косинуса угла между векторами или (в вероятностном исчислении) коэффициента корреляции. Точки облака можно рассматривать как разброс от линии оценки ориентации, тогда функция пространственного оператора, оценивающего ориентацию, сведется к подысканию РП с максимальным значением двумерной автокорреляционной функции в подходящем по размеру престриарном модуле. О престриарном модуле можно думать потому, что в этих опытах применяли стимулы большой величины: в несколько градусов.

Наблюдали еще одно интересное совпадение со свойствами РП: при кратковременных предъявлениях происходило некоторое смещение оцениваемой ориентации по отношению к ориентации при длительном показе облака. Аналогичный сдвиг ориентационной настройки обнаружили в РП зрительной коры кошки И. А. Шевелев и Г. А. Шараев [1981], оценивая оптимальную для данного нейрона ориентацию в разные моменты импульсного ответа. Подобное же смещение установлено в других психофизических экспериментах [Костелянец, Каменкович, 1982].

Фреймы, являющиеся механизмами оценки местоположения, ориентации и размера объектов, подробно изучены нами ранее и названы каналами оценки пространственных отношений [Глезер, 1966; Зрительное..., 1975; Леушина, 1978]. В левом полушарии они работают независимо от основного канала опознания формы (образа), поскольку последнее осуществляется по инвариантному описанию образа в НВК. В правом полушарии фреймы, описывающие пространственные соотношения и характеристики разных фрагментов зрительного поля, участвуют непосредственно в описании образа, поэтому опознание формы и оценка пространственных свойств изображения здесь взаимосвязаны.

Попробуем описать нейрофизиологическую конструкцию фреймов (каналов) пространственных свойств. Как уже говорилось, время оценки величины, места в поле зрения или ориентации не зависит от числа ожидаемых в данных условиях эксперимента значений этих характеристик (от алфавита стимулов). Число независимых отсчетов, которые можно сделать в одном канале, ограниченно и не превышает десяти. Например, при измерении положения точки на линии [Зысин, 1970] количество различаемых положений стимула не зависело от длины линии. Анализ экспериментальных данных С. Л. Зысина показал, что шкала, накладываемая на поле зрения, дискретна и независимо от диапазона, в котором производятся измерения, имеет одинаковое число делений. Эти факты позволяют предложить следующую нейронную схему организации фрейма измерения пространственных свойств (рис. 101). Нейронами 1-го слоя могут быть выходные клетки РП разных уровней, число их очень велико (рис. 101, *1*). Они соединены с нейронами 2-го слоя (рис. 101, *2*), число которых ограниченно: не выше десяти. Если в зависимости от мотивационной задачи механизм избирательного внимания выделяет веса связей, показанных на рис. 101 *жирными*

Рис. 101. Схема организации фрейма измерения пространственных свойств

Объяснение в тексте

линиями, то весь диапазон разбит на несколько грубых градаций; если же увеличены веса связей, показанных *штриховыми линиями*, то тем же числом, но более мелких градаций охватывается часть диапазона.

Такое представление о конструкции фрейма позволяет дать гипотетический ответ на вопрос, поставленный Миллером [Miller, 1956. P. 224]: «Что можно сказать о 7-значной оценочной шкале, о 7 категориях абсолютной оценки, о 7 объектах в объеме внимания и о 7 единицах в объеме непосредственной памяти? Вероятно, за всеми этими семерками скрывается нечто важное и глубокое...» Судя по тем психологическим данным, которые упоминаются в этой цитате, фреймы служат не только для кодирования пространственных отношений: понятие фрейма не ограничивается рамками описания пространственной структуры. Через механизм избирательного внимания фрейм может обращаться как к определенному локусу в поле зрения или к определенному уровню описания зрительной информации, так и к различным компонентам системы описания зрительных сигналов на данном уровне. Приведем примеры.

Наблюдателю показывали матрицу из точек, расположенных на равных расстояниях друг от друга. Если перед этим он видел вертикальные линии, то воспринимал матрицу состоящей из вертикальных столбцов, если горизонтальные — из горизонтальных строк [Bell, Bevan, 1968]. Следовательно, в зависимости от преднастройки механизм избирательного внимания выбирает для описания подобраза ту или другую спектральную группу, хотя все они принадлежат одному изображению. То же показано для формирования гештальтов, объединяющих элементы изображения на основе факторов близости, подобия, хорошей продолжаемости, замкнутости. От наблюдателя требовали найти появляющиеся в поле зрения определенные буквы или цифры [Sperling, Melchner, 1976]. Если знаки были двух размеров, то обнаружение больших букв затрудняло поиск маленьких, и наоборот. Анализ показал, что механизм избирательного внимания обращается либо к маленьким, либо к большим знакам. Согласно нашим представлениям, это означает, что подыскивается система модулей того или иного размера.

Механизм избирательного внимания может обращаться не только к генетически врожденным механизмам зрительной системы. Проведены опыты [Глезер и др., 1979; Костелянец, Левкович, 1982],

в которых наблюдатель должен был опознавать предметные рисунки из большого набора в 50 изображений. Пять изображений показывали с метками — черными полосами по бокам стимула. Оказалось, что вероятность распознавания объектов короткого набора, предъявляемых с метками, достоверно выше, чем в случае, когда те же объекты показывали без меток, т. е. обнаружение метки переключало внимание наблюдателя на малый алфавит стимулов, и он начинал узнавать изображения по меньшему числу сложных признаков.

Если подобного рода операции запускаются фреймами как хранителями различных ситуаций, то фрейм следует рассматривать как понятие более широкое, чем просто набор пространственных операторов, поскольку фрейм может служить для описания различных ситуаций, и не только пространственных, но и, например, причинно-следственных. Именно так рассматривает фреймы Минский [Minsky, 1978]. Раскрытие фрейма, осуществляемое механизмом избирательного внимания благодаря активации через обратные связи различных уровней, локусов или структур, где описывается зрительная информация, позволяет получить подробное описание конкретной зрительной ситуации.

Таким образом, *в результате работы двух основных механизмов зрительного мозга создается сенсорная модель зрительного мира. Организация этой модели такова, что информация в ней в высшей степени упорядочена. Это достигается двумя способами, отражающими работу двух механизмов: в нижневисочном механизме левого полушария хранится многомерное пространство, образованное осями, на которых значения инвариантны к преобразованиям изображения (близость в этом пространстве определяет сходство между образами, хранящимися в памяти), в заднетеменном — фреймы, т. е. схемы ситуаций, описывающие пространственные взаимоотношения как между образами, так и между частями изображения и элементами, составляющими один образ. Такая система в целом создает аппарат конкретного предметного мышления.*

Глава XI

ПЕРЦЕПТИВНАЯ МОДЕЛЬ МИРА – ОСНОВА МЫШЛЕНИЯ И РЕЧИ

В предыдущих главах обсуждалось, какие конкретные нейрофизиологические механизмы лежат в основе зрительного восприятия, в результате чего происходит формирование перцептивной модели зрительного мира. Модель мира – основное содержание нашего сознания, а мышление отражает процесс ее разворачивания. Поэтому мы можем отождествить зрительное восприятие с конкретным предметным мышлением. Попытаемся представить, какие мостики от этих механизмов можно перекинуть к процессам более высокого уровня – нейрофизиологическим коррелятам абстрактного мышления и речи. При обсуждении высших психических функций мы не можем в настоящее время опереться на данные о конкретных нейронных конструкциях, составляющих их основу, как это делали для предметного мышления, а можем лишь говорить об общих принципах организации мышления и речи. Кроме того, мы рассмотрим только те проблемы, для которых выявляются такие принципы. Таким образом, задача данной главы узко ограниченная по сравнению с общим объемом проблемы организации механизмов мышления и речи.

Идея перцептивной, или сенсорно-семантической, модели мира, хранящейся в мозгу индивидуума, по-видимому, наиболее плодотворна, по крайней мере на сегодняшний день, для подхода к проблеме естественного и искусственного интеллекта. Следует подчеркнуть одну особенность предлагаемой модели. Исследователи, разрабатывающие теоретические вопросы работы мозга, в первую очередь те, кто занимается проблемой искусственного интеллекта, зачастую противопоставляют глобальный, холистический подход локальному, атомарному. Например, Минский [Minsky, 1978] считает, что глобальные представления, развиваемые в нескольких центрах, работающих над теорией мышления («микромиры» Минского и Пейперта, «проблемные пространства» Ньюэлла и Саймона и др. [см. обзор: Психология..., 1978]), – отклонение от традиционных атомарных подходов как физиологов-бихевиористов, так и тех ученых, которые, занимаясь областью искусственного интеллекта, ориентируются на математическую логику и пытаются представить знания в виде совокупности простых элементов. Описываемая здесь структура модели мира включает в себя по существу оба подхода и, более того, соотносит их к разным материальным формам организации, показывая, как могут быть устроены соответствующие нейрофизиологические механизмы и как они взаимосвязаны.

Прежде чем приступить к обсуждению этой организации, рассмотрим традиционные лингвистические подходы к построению се-

мантической модели. Как уже обсуждалось, такие модели строятся на речевом материале. Их недостаток, с нашей точки зрения, в использовании для построения только выходов черного ящика, каким является мозг. Сама постановка вопроса о создании семантической модели возникла из практических нужд перевода с одного языка на другой [см. обзор: Апресян, 1974]. Любому человеку, даже без всякой лингвистической подготовки, ясно, что дословный перевод с одного языка на другой абсолютно невозможен. При переводе требуется сначала понять смысл высказывания. Если переводчик сам плохо понимает этот смысл, то и перевод его непонятен. Примеров тому в научной литературе, переведенной с иностранных языков, достаточно.

Что же такое смысл? Как определяют его логики и лингвисты? В логическом словаре-справочнике [Кондаков, 1975. С. 553] сказано: «Смысл — содержание знакового выражения, мысль, содержащаяся в словах, цель действия, поступка». То, что смысл — содержание знакового выражения, это бесспорно, но мы остаемся в рамках того же круга понятий. То же следует сказать относительно определения «смысл — это мысль», ибо, обратившись к определению мысли, мы увидим, что она выражается как результат процесса мышления.

Лингвисты утверждают, что если можно пересказать фразу другими словами, то сохранившееся при этом и есть смысл. Это, конечно, не определение, а лишь косвенное описание. Поэтому в лингвистике принимается, что никто не сомневается в существовании смысла, но в прямом наблюдении он не доступен лингвисту.

Рассмотрим построение синонимичных текстов (перефразирование). С помощью лексических словарей создаются толкования слов. Они должны быть таковы, чтобы из них можно было сложить толкование целого предложения. Например, фраза: «*Вы не должны ходить туда*». Из словарей: *должен — нельзя не*, *нельзя — не можно*. Отсюда: «*Мы не не можно не ходить туда*».

После снятия двойного отрицания получаем: «*Вы не можно ходить туда*». Смысл фразы сохранен, так как толкование ее остается тем же. Значит, и слова подобраны правильно. Следовательно, толкованием высказывания является синонимичное ему высказывание, состоящее из большего числа слов и дающее в явной форме разложение на более простые компоненты. Например, фраза: «*Я купил только чашки*» — после развернутого толкования превращается в нечто вроде: «*Я купил чашки, и неверно, что существует что-либо, что я купил и что не является чашками*». В этой синонимии все сведено до элементарного смысла, до атомов смысла. Их называют семами. Слово «*только*» в этом примере распалось на несколько сем: конъюнкцию *и*, отрицание *не* (*неверно, что*), квантор частности *существовать* и т. д. Кроме них есть предметные (*я*) и предикатные (*купил чашку*) переменные. Какой критерий существует для выбора сем? Тот же самый, о котором мы уже говорили. Семы выбираются так, чтобы при всех перефразировках сохранился смысл. В разных семантических моделях используется разное число сем: от 30 до 2000.

Смысл высказываний в семантической модели передается структурными формулами — семантическими графами. Вершинами графа являются семы, а дугами — отношения между ними. Простейший пример:

$A > B$ или больше
1 ↙ ↘ 2
A B

Другой пример: X сообщает Y, что P = ○ *каузировать*
1 ↙ ↘ 2
X ○ *знать*
1 ↙ ↘ 2
Y P

Эта модель предполагает разные логические типы сем: имена классов (предметов) и предикаты, которые распадаются на собственно предикаты (то, что высказывается о субъекте), кванторы (общности, частности) и логические связки (есть, суть). Согласно модели, все семы равноценны и стоят в вершинах графов. Последнее утверждение равнозначно отрицанию в семантике грамматики. Действительно, из приведенных примеров видно, что в этой модели есть только лексика, но нет грамматики. Наборы разных слов — номинаций — соединены в цепочки. То, что обычно передается в речи грамматикой, здесь — отдельными словами. Основываясь на таких моделях, А. Р. Лурия [1975] пришел к выводу, что мысль лишена грамматической структуры.

В обычной речи грамматика с помощью набора правил, общих для разной лексики, выражает отношения между элементами речи. При всей практической и теоретической ценности семантических моделей для лингвистики они вряд ли имеют отношение к конструкции мозга и отображают реальный процесс мышления. Тот уровень физиологических знаний, который накоплен к настоящему времени, позволяет прийти к другому представлению о роли грамматических структур в организации мышления. Цель дальнейшего изложения — показать общность механизмов описания образов и предметных отношений в предметном мышлении, понятий и логических отношений в абстрактном мышлении с грамматическими механизмами языка. Через эту общность мы попытаемся доказать, что механизмы описания отношений вместе с предметными номинациями — глубинные структуры, которые лежат в основе грамматики и словарного фонда языка.

Мы рассматривали образы как зрительные обобщения и показали, что механизмы инвариантности включают в единый образ все изображения одного и того же объекта, подвергшиеся аффинным пре-

образованиям. Механизмы обобщений более высокого порядка тоже, по-видимому, локализованы в височной коре. Об этом говорит в первую очередь возникновение при поражении виска предметной агнозии, о чем достаточно подробно мы писали выше.

Физиологическим свидетельством связи между обобщениями более высокого порядка и механизмами височной коры являются опыты Мишкина [Mishkin, 1972] на обезьянах. Экстирпация заднего отдела НВК ведет к расстройству дифференцирования зрительных изображений, т. е. к нарушению их опознания. Но было показано, что при разрушении переднего отдела НВК опознание отдельных изображений не страдает. Затем эксперимент проводили в другой модификации: давали не одну пару дифференцируемых стимулов, а восемь пар вперемешку. И оказалось, что после экстирпации передних отделов нижнего виска дифференцирование при этой модификации экспериментов исчезало. Мишкин трактует эти результаты следующим образом: при разрушении задней части НВК пострадало зрительное различение, а при разрушении передней — зрительная память.

Но можно предложить и иное объяснение. С нашей точки зрения, память не может быть локализована в каком-либо одном отделе мозга: это механизм, существующий в любых пластических нейронах, т. е. во всех отделах мозга, где происходит обучение. Если в первой серии обезьяна должна была научиться по-разному реагировать на два изображения, то во второй перед животным на самом деле ставили другую задачу: ему предлагали отвечать одной и той же положительной реакцией на одну группу стимулов и одной и той же отрицательной — на другую. Иными словами, несколько образов искусственно объединяли на основе их функционального значения в одно понятие. Этот опыт можно рассматривать как модельный для объединения в один образ, например, изображений прописной и строчной букв: А и а. Как следует из данных Мишкина, формирование таких обобщений более высокого уровня, чем зрительные образы, зависит от деятельности передних отделов НВК.

Хорошо известно, что речевая функция у человека связана с левым полушарием. Предпосылкой для этого является, по-видимому, инвариантность (обобщенность) описания зрительных образов в левом виске. Здесь хранятся инвариантные образы — результат уже сравнительно высокой степени абстракции. Между ними, механизмами, локализованными в левом полушарии, могут быть описаны отношения еще более высокого порядка, чем пространственные, например причинно-следственные, тождества, сравнения, условия и т. д. Собственно говоря, иногда трудно отграничить пространственный оператор от логического. Так, типично пространственный оператор, указывающий, что элемент А находится на одном уровне с Б, не так уж и отличается от оператора совпадения, утверждающего, что элемент А идентичен элементу Б. Высокий уровень обобщения в левом виске — условие для перехода к описанию логических отношений между классами образов.

Прямые подтверждения взаимосвязи между зрительным восприятием и мышлением можно найти в клинической литературе. Так, при левосторонних теменно-затылочных повреждениях описано нарушение понимания как пространственных отношении между видимыми объектами, так и сложных логико-грамматических конструкций, для которых нужно координировать детали в одно целое [Head, 1936; цит. по: Кон, 1967]. Во всех логико-грамматических конструкциях отчетливо выступает один общий фактор: все они в той или иной мере являются словесным выражением пространственных отношений [Лурия, 1962, 1975, 1979]. Приведем примеры, заимствованные у А. Р. Лурия. Больные с теменными поражениями узнают предметные изображения, геометрические фигуры и понимают значения слов, выражающих зрительные образы, например круг и треугольник, но не могут осознать их пространственные взаимоотношения. Так, они не могут сказать, находится ли круг под треугольником или слева от него. Такое же непонимание имеет место кроме пространственных отношений и для временных (*весна перед летом*), и для сравнительных (*Катя светлее Сони*), и для действий перехода с одного объекта на другой (*одолжил что-то кому-то*), и для более высоких логических связей (*брат отца*). В некоторых случаях трудно разграничить, о чем следует говорить: о пространственных нарушениях или логических. Например, для больного оказывается недоступной простая фраза: «*На ветке дерева гнездо птицы*». Больной говорит: «*Вот... что это... тут все: и ветки, и дерево, и гнездо, и птицы, а вот как они друг с другом связаны?*».

Таким образом, между механизмами описания пространственных и логических отношений существуют не просто аналогия и даже, можно предполагать, не только общий принцип их организации. По-видимому, если речь идет о левом полушарии, то это единый механизм, который можно охарактеризовать все тем же термином «фрейм». Идея фреймов, развитая для понимания зрительных функций и зрительного конкретного мышления, справедлива и для мышления вообще. Ячейки сети фрейма могут быть заполнены любыми номинациями, и не только зрительными образами, но и обобщениями более высоких порядков. При этом фрейм, оставаясь по организации тем же, приобретает другой, качественно более высокий смысл. Например, Минский показывает, что описание пространственной ситуации в комнате по существу сходно с детским рассказом о покупке подарка приятелю в день рождения. Итак, понимание (осмысливание) — вывод участка модели мира, осуществляемый путем разворачивания фрейма — заполнением его ячеек.

Процесс опознания, классификации — не только сличение с эталоном, хранящимся в памяти. Когда мы смотрим на березовую веточку, мы не только опознаем ее по текстуре. Мы видим не ветку вообще, а данную конкретную ветку со всеми ее изгибами и расположением почек, побегов, листьев (отдельных образов), т. е. понимаем (осмысливаем) совершенно новую ситуацию.

Выше мы обсуждали структурный метод описания образов, основанный на аналогии между структурой образа и синтаксисом языка. Разумеется, аналогия — не доказательство общности механизмов. Тот факт, что математическое описание образа может быть составлено по тем же правилам, по которым строится предложение, еще не свидетельствует об общности механизмов. Но экспериментальные данные, полученные при исследовании механизмов опознания, позволяют предположить существование в зрительном мозгу структурного описания, подобного речевому, и этот факт говорит о многом.

Сам структурный подход к проблеме опознания образов [см. обзор: Fu, 1977] развит на основе лингвистического метода порождающих грамматик [Chomsky, 1972], который возник в результате грамматического анализа простых предложений. Основная его идея заключается в том, что существует система порождающих принципов, связывающих глубинные и поверхностные структуры языка, причем глубинные структуры отображают работу мозга, а поверхностные выявляются в речи. Здесь нет необходимости рассматривать этот метод подробно. Достаточно сказать, что порождающая грамматика включает в себя множество переменных (словарь) и конечное множество правил вывода или правил подстановки. Их применение можно понять на примерах, приведенных для зрительного материала (см. рис. 93).

Рассмотрим детальнее, что известно о связи лингвистических концепций с представлениями о работе мозга. Крупнейший современный лингвист Якобсон [Jacobson, 1956] обратил внимание на то, что при затылочных поражениях мозга страдают парадигматические функции языка, а при лобных — синтагматические. От парадигматической функции языка зависит отнесение слов и выражаемых ими понятий к той или иной определенной категории. Иными словами, парадигматика связана с классификацией, в частности со словарем. Роль синтагматики — объединение отдельных слов в связное высказывание. Прежде всего она, естественно, определяет предикативную функцию языка, поскольку предикативное содержание — содержание того, что формулируется в высказывании: что делается с предметом или что сообщается о нем. Приведем примеры, заимствованные из работ А. Р. Лурия [1975, 1979].

Нарушение синтагматической функции при лобных поражениях наиболее ярко выражается в появлении у больных так называемого телеграфного стиля. Больные без труда повторяют отдельные слова и называют предметы, но не могут сформулировать или даже повторить связное предложение. В речи больного глагольные формы опускаются, а существительные вместо косвенных падежей даются в именительном. Так, вместо того, чтобы сказать: «*Мальчик ударил собаку*», — больной говорит: «*Мальчик... собака*». Иная картина наблюдается при затылочных поражениях. Возможность плавного речевого высказывания сохраняется, но возникают трудности при названии предметов и повторении отдельных слов. Больной может заменять слово — название предмета — его описанием. Так, при показе ланды-

ша он говорит: «*Пакет хороший*»; увидев кастрюлю: «*Это кушать*», и т. д. Отмечается забывание слов: вместо *этажерка — чертерка... эле... этодерка*. Когда его просят повторить фразу: «*Девочка пьет чай*», — он говорит: «*Девочка леет из... ах ты, вот*».

Встречается отчуждение смысла слов. Больного просят: «*Покажите доску*». Он спрашивает: «*Шкаф, стол?*» — и показывает на них. И только когда ему говорят: «*Покажите доску, на которой пишут мелом*», — он показывает на доску. Значение слова для такого больного очень размыто, слово легко заменяется близким по смыслу, либо смешивается с родственным по звучанию, либо вообще не узнается. Интересно, что при включении слова в контекст оно понимается легче. Следовательно, сохраняется синтагматическая структура высказывания.

Эти факты и ряд других легли в основу новых научных дисциплин: нейропсихологии и нейролингвистики, которые развивали А. Р. Лурия [1975] и его ученики. Содержанием этих дисциплин в том виде, в каком они существуют сейчас, является сопоставление дефектов речи с выпадением отдельных блоков в мозгу. Данных, которые позволили бы использовать для таких сопоставлений нейрофизиологические конструкции, к моменту формирования этих дисциплин не было, и поэтому А. Р. Лурия вынужден был в своих теоретических построениях базироваться исключительно на лингвистических моделях семантики. Нейропсихология и нейролингвистика могут получить дальнейшее развитие, если попытаться сопоставить результаты исследования речи с теми нейрофизиологическими механизмами, которые описаны в предыдущих главах. Рассмотрим отдельно парадигматическую и синтагматическую функции языка.

В отношении парадигматики напрашивается прямое сопоставление предметной лексики со зрительными инвариантными образами. Мы видели, что в левом виске существует организованная система инвариантных зрительных образов, разграниченных с помощью иерархии сложных разделительных признаков. Аналогично организована и предметная лексика: по типу парадигматических отношений путем иерархических противопоставлений; например, предметы делятся на одушевленные и неодушевленные, одушевленные — на бегающих и летающих, бегающие — на двуногих и четвероногих и т. д. Это отношения более высокого порядка, чем те, которые выяснены для зрительных образов. В рассмотренной выше работе А. А. Невской [1967] доказывалось, что зрительное и логическое обобщения не совпадают. Однако есть все основания предполагать, как это уже обсуждалось, что предметные номинации языка строятся на том же материале и по тем же принципам, а механизмы их локализованы, как и механизмы обобщенных зрительных образов, в НВК. Мы не рассматриваем здесь вопроса о переходе к абстрактным существительным. Языки слаборазвитых народов могут дать некоторое представление о том этапе, когда не было непредметных существительных [Маслов, 1975]. Например, в языке хопи (североамериканских индейцев) выражение *Два дня* можно передать как *Два восхода солнца.*

Процесс нахождения слова осуществляется путем противопоставления и выделения одного слова из ряда других. Парадигматическая функция находит различное отражение в грамматиках разных языков. Противопоставление номинаций в словаре — одна из грамматических категорий. Например, противопоставление одушевленное — неодушевленное выражается в грамматиках разных языков по-разному (через окончания, артикли).

Парадигматическая функция речи была локализована Якобсоном в затылочных областях, хотя теперь можно думать, что правильнее говорить о НВК. Мы уже обсуждали выше дискуссию клиницистов о локализации дефекта мозга при предметной агнозии (в затылочной или нижневисочной коре) и приняли, что права была Е. П. Кок, утверждавшая роль нижнего виска как конечного пункта формирования зрительного образа, хотя предметная агнозия может появиться и вследствие поражения на путях к нижнему виску — в затылочной престриарной коре.

В отношении синтагматики дело обстоит сложнее, поскольку в ней могут быть выявлены две функции: синтагматика предметных номинаций и предикативная синтагматика. Вероятно, они связаны с разными отделами мозга: соответственно с теменной и лобной корой. Как уже неоднократно обсуждалось выше, при поражении темени страдает не только описание пространственных отношений между зрительными образами или между элементами внутри одного образа. Во многих работах А. Р. Лурия показано, что больные с теменными нарушениями перестают понимать логико-грамматические конструкции типа *брат отца*, причем сама предметная лексика здесь не страдает: больной воспринимает отдельные слова, но не отношения между ними. Он говорит: *«Вот...брат... и отец... а вот как вместе — не могу схватить»*. Различение обратных конструкций становится полностью недоступно. Больной говорит: *«Отец брата... брат отца ... и тут отец, и тут отец... и тут брат, и тут брат; не знаю, в чем разница»*. Непреодолимые трудности для понимания представляют собой также конструкции с предлогами типа *лето перед осенью*.

Таким образом, при теменных поражениях, когда нарушается восприятие пространственных отношений, в языке страдают конструкции, связанные с предлогами и косвенными падежами (флексии). Нетрудно убедиться, что все предлоги отражают пространственные отношения (на, под, справа, слева, внутри, за, в, у, около, впереди, между и т. д.). Аналогичным образом падежные формы выражают отношения между предметами в конкретном мышлении. Например, отношение принадлежности передается родительным падежом: *лапа собаки*. В английском языке это же отношение может быть выражено как падежом, так и предлогом, но все другие отношения — только предлогами. В русском языке для передачи отношений требуются и предлоги, и падежи, в финском — только падежи. Это флективные языки. В болгарском языке все отношения выражаются только предлогами. Болгарский и английский языки относят к аналитическим. В агглютинативных языках, например турецком, отношения пере-

даются частицами, которые «вклиниваются» внутрь слова. Наконец, в языках типа китайского (изолирующие языки) передача отношений осуществляется порядком слов в предложении. Но независимо от того, как это происходит в разных языках и какую форму принимает эта часть грамматических категорий, все они представляют одну и ту же универсалию: пространственные отношения в конкретном мышлении и логические отношения между понятиями в абстрактном.

Таким образом, грамматика базируется на обоих основных механизмах, которые мы выделили, рассматривая зрительную часть мозга. Вырабатываемые ими универсалии — следствие конструкции мозга, который развивался в эволюции так, что сформировались механизмы, один из которых служит для описания предметов, для их классификации, а другой — для описания отношений между ними. Если бы конструкция мозга была иной (например, если бы эволюция его пошла по пути не выделения образов, т. е. описаний предметов, а детектирования их свойств, признаков, как это делают низшие позвоночные и беспозвоночные), то модель мира была бы иной и другие универсалии легли бы в основу глубинных семантических представлений. Или, предположим, если бы вместо системы кусочного Фурье-анализа, служащего для выделения объектов, возникло глобальное Фурье-описание всего зрительного поля, мы мыслили бы не отдельными предметами или понятиями и отношениями между ними, а целыми сценами. Неизвестно, правда, смог ли бы в обоих этих случаях мозг создать научную модель мира. Таким образом, мысль не лишена грамматической структуры. Напротив, как результат сложившейся в эволюции конструкции мозга, грамматика — средство порождения мысли, отражающей действительность.

Вернемся еще раз к системе, описывающей отношения между предметами или понятиями. В случае конкретного мышления операторы этой системы превращают набор предметов в нечто целое — в сцену, которую можно обозреть одновременно. При абстрактном мышлении таким же образом происходит связывание отдельных понятий в единую одновременно обозримую систему. По определению, которое дано было выше, это относится к синтагматике, которая как раз занимается объединением слов в связное высказывание. Однако А. Р. Лурия отнес функции, о которых идет речь, к системе парадигматических отношений, а не синтагматических. Возможно, что причина этого — в локализационных соображениях: по Якобсону, передняя часть мозга связана с синтагматикой, а задняя, включая, следовательно, и теменную область, — с парадигматикой. Однако, как свидетельствуют нейрофизиологический и логический анализы, механизмы описания отношений следует отнести к синтагматике предметных номинаций.

Поражение лобной коры ведет к нарушению предикативной функции синтагматики. В этой функции выражается то новое, что становится известным, что сообщается о предмете. Предикативная функция противоположна называнию; она связана с действием, и

эта связь оказывается основной, определяющей все остальные свойства.

Обсуждение предикативной функции и роли лобной коры выходит за рамки настоящей книги. Мы хотели бы высказать только некоторые предположения. Теменная кора, которая лежит на стыке затылочной и лобной, хранит фреймы экстра- и интраперсонального пространства. Если сведения для построения экстраперсонального пространства ЗТК получает из задних областей мозга, то информация, необходимая ей для построения интраперсонального пространства, должна поступать из передних отделов, где локализованы сенсорно-моторные функции. Схема интраперсонального пространства строится на основании моторики, так как в нее включены сведения о взаиморасположении частей тела как между собой, так и относительно окружающего пространства. В пользу такого предположения говорят опыты Мишкина [Mishkin, 1972], в которых показано, что при теменных поражениях у обезьяны нарушается способность дифференцировать взаиморасположение предметов в окружающем пространстве, а при лобных — выбор предмета, определенным образом расположенного относительно тела. Например, при лобных поражениях обезьяна не способна переучиваться с выбора расположенного справа от нее тест-объекта на левый или наоборот. Таким образом, в основе предикативной синтагматики лежат другие механизмы, а не те, что рассматривались в этой книге.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Обычный путь исследования процессов мышления заключается в том, что берутся слова (в лингвистике) или понятия (в логике) и устанавливаются связи и взаимоотношения между ними. Таким образом, традиционный подход к семантическим проблемам (смысл, понимание) идет через язык. Большинство исследователей согласны с тем, что мысль и речь порождаются глубинными семантическими структурами, определяемыми устройством мозга. Однако до сих пор все попытки построения семантических моделей делались без учета конструкции мозга, только на основе лингвистического материала. Анализ этих моделей показывает недостаточность одного лингвистического подхода, как и любого другого, использующего только метод черного ящика.

В этой книге предпринята попытка подойти к проблеме организации высших психических функций иным путем: проанализировать функциональную организацию нейронных структур, благодаря которой из «сырого» сенсорного материала постепенно формируются те универсалии, которые на высших уровнях работы мозга соответствуют основным категориям мышления и речи. Зрительная система — благодарный материал для такого подхода вследствие как своей относительной изученности, так и того, что у человека она является основным поставщиком сенсорной информации. В связи с этим в монографии последовательно рассмотрен весь процесс преобразования и описания (кодирования) зрительной информации. *Основное в этом процессе — переход от описания зрительного пространства к описанию отдельных предметов и отношений между ними.* Это возможно благодаря существованию в зрительной системе выработанных в эволюции механизмов, сформировавшихся под влиянием реального окружения.

В самом первом приближении можно выделить четыре уровня зрительной системы. П е р в ы й у р о в е н ь — описание изображения множеством РП зрительной подкорки. Нейроны сетчатки и НКТ измеряют интегрированную световую энергию в пределах центральной зоны суммации РП. Существование тормозной периферии РП приводит к тому, что нейроны этого уровня выполняют ряд операций по предварительной обработке зрительного сигнала: выделение сигнала из шума, подчеркивание контуров и высоких ПЧ, пространственную и временную декорреляцию изображения. Описание поля зрения на этом уровне происходит еще по принципу точка в точку: распределение возбуждений в on- и off-нейронах сетчатки и в нейронах НКТ соответствует распределению положительного и отрицательного контраста относительно среднего уровня освещенности. Благодаря возникновению раздельных on- и off-систем создаются предпосылки для перехода к локальному спектральному описанию на следующем уровне — в стриарной коре.

РП этого в т о р о г о у р о в н я зрительной системы — двумерные решетчатые фильтры ПЧ. Поля измеряют пространственно-частот-

ную и ориентационную компоненты фрагментов изображения. Нелинейные нейроны служат для сегментации зрительного поля на отдельные фрагменты. Для каждого отдельного фрагмента эта операция может быть описана как выделение фигуры из фона. Выполняется она сложными нейронами, измеряющими кусочные мощностные спектры и выделяющими участки, занятые однородной текстурой; дирекциональными нейронами, выделяющими площадки, составленные элементами, движущимися в одном направлении; бинокулярными нейронами, выделяющими участки, расположенные на разной глубине, а также цветовыми нейронами.[1] Эти участки могут быть объединены в более крупную фигуру обратными влияниями из вышележащих отделов.

Выделенный участок анализируется модулем, составленным линейными нейронами. На основании исследований, показавших, что пространственные (D — размер РП) и пространственно-частотные (F_{op} — оптимальная частота и ΔF_{oc} — ширина полосы пропускания в октавах) характеристики находятся в пифагорейских гармонических соотношениях, а также данных об организации ПЧ и ориентационных колонок было предположено, что каждый модуль состоит из РП одной величины и разной ориентации. ВФ нейронов модуля образуют гармонический ряд. Благодаря такой организации нейроны модуля могут осуществлять локальный лог-частотный полярный анализ выделенного изображения. Для каждого изображения подбирается модуль соответствующего размера и положения из сети модулей, перекрывающей центральный участок поля зрения. Показано, что такая система модулей может быть отождествлена с оптимальной системой передачи информации по Габору, поскольку все модули могут быть соотнесены с логонами, имеющими одинаковую площадь (ΔFD = const, где ΔF — абсолютная ширина полосы пропускания). Модель модулей объединяет концепции модулей Маунткастля, ориентационных свойств Хьюбела—Визела и ПЧ каналов Кэмпбелла.

Ряд данных позволяет предположить аналогичное устройство модулей следующего, третьего уровня в престриарной коре. Отличие в том, что модули составлены РП более крупного размера. Нейроны модулей стриарной коры анализируют не распределение контраста, т. е. входами для них являются не on- и off-нейроны НКТ, как в стриарной коре. Нейроны модулей престриарной коры анализируют формы, образованные текстурами или выделенные за счет бинокулярного параллакса или параллакса движения, т. е. входами для них являются нелинейные элементы стриарной коры.

Описание, создаваемое модулями престриарной коры, имеет существенное значение, поскольку большинство объектов реального мира составлено не столько площадками, различающимися по яркости, сколько площадками, различающимися по текстуре.

Предложенная конструкция модулей создает предпосылки для инвариантного и конкретного описания, осуществляемого в двух

---

[1] См.: Бертулис, Глезер [1990].

основных высших отделах зрительной системы — нижневисочном и заднетеменном, которые образуют четвертый уровень зрительной системы. Основная его особенность в том, что здесь содержатся обучающиеся нейроны. Предполагается, что обучение осуществляется наиболее простым рецуррентным способом, что возможно благодаря оппонентной организации на предшествующих уровнях зрительной системы.

В НВК обезьян и в его гомологе — 21-е поле и ДЛС—ВЛС у кошек — расположены механизмы опознания зрительных образов; они существенно различны для левого и правого полушарий. В правой НВК описание и запоминание изображения происходят путем объединения фигурных элементов, выделенных модулями престриарной коры (структурный метод). Такое описание исходно неинвариантно к проективным преобразованиям изображения, но инвариантность может вырабатываться в ходе обучения. В левой НВК опознание изображения осуществляется с помощью разделительных сложных признаков (дискриминантный метод). Описание образа исходно инвариантно к проективным преобразованиям изображения. Вследствие однотипной организации модулей описание предмета на выходе модуля будет одинаковым независимо от положения и удаленности предмета.

Одновременно с нижневисочным работает заднетеменной отдел зрительной системы. Его задача — конструировать экстра- и интраперсональное пространство с помощью механизмов, называемых фреймами. Фрейм (набор операторов, соответствующий схематическому представлению той или иной пространственной ситуации) позволяет описывать отношения. Для зрения это пространственные отношения между образами в левом полушарии или между частями (подобразами) одного образа в правом. Но благодаря фрейму описываются также отношения в более широком смысле этого слова, т. е. любые логические отношения между объектами. Выбор нужного фрейма из набора фреймов, сформировавшихся в результате обучения, зависит от мотивационных потребностей организма, информация о которых поступает в ЗТК.

В процессе зрительного акта ячейки фрейма заполняются с помощью механизма избирательного внимания. Запрос направляется по обратной связи на любой уровень зрительной системы и позволяет получить развернутую информацию об участках зрительного поля или о компонентах его спектрального описания. Благодаря этому происходит съем нужной информации о пространственных отношениях. Получение полной информации о пространственных отношениях между объектами или между элементами объекта равноценно их полному описанию (конкретизации). Таким образом, в результате совместной работы двух основных механизмов зрительного мозга (НВК и ЗТК) происходит как обобщенное образное абстрактное описание, так и конкретное. Всякий акт зрительного восприятия включает в себя сопоставление новой информации со всей хранящейся в зрительном мозгу упорядоченной моделью мира, а одновременно — дополнение и развитие этой модели. Следовательно, акт

зрительного восприятия необходимо рассматривать как акт предметного мышления.

Принимая, что категории, вырабатываемые на сенсорном уровне, являются глубинными универсалиями, лежащими в основе категорий мышления и речи, мы перекидываем этим мостик к более высоким психическим функциям. Анализ лингвистических концепций и гипотез теории искусственного интеллекта совместно с данными, обсуждаемыми в этой книге, подтверждает правильность такого сопоставления. Парадигматическую и синтагматическую функции языка можно сопоставить с двумя исследованными в зрительной системе механизмами. Для парадигматической функции базисом на сенсорном уровне является механизм классификации, работающий с помощью разделительных признаков. На более высоких уровнях обобщения отнесение понятий и слов к определенной категории также совершается путем их противопоставления. Синтагматическая функция языка основывается на механизме описания отношений. Фреймы ЗТК не только описывают пространственные отношения между видимыми объектами, но и в зависимости от заполнения ячеек фрейма могут быть применены для описания любых логических отношений. Таким образом, *в языке в виде парадигматической и синтагматической его функций отображаются обе главные функции сенсорного мозга: классификация образов и их конкретное описание.*

Необходимое условие для мышления — упорядоченное хранение информации в нервной системе, что позволяет быстро находить нужные коды и оперировать ими. Эта упорядоченность достигается благодаря тому, что *в конструкции мозга заложены две основные формы организации языка: словарь и грамматика.* Хотя в разных языках грамматика организована по-разному, но как набор правил хранения информации в сенсорной модели мира она имеет основу в обеих главных функциях сенсорного мозга.

ПРИНЯТЫЕ СОКРАЩЕНИЯ

АФХ — амплитудно-фазовая характеристика
ВНД — высшая нервная деятельность
ВЛС — вентролатеральная супрасильвиевая область
ВП — вызванные потенциалы
ВФ — весовая функция
ДЛС — дорсолатеральная супрасильвиевая область
ЗТК — задняя теменная кора
ЛП — латентный период
ЛССО — латеральная супрасильвиевая область
НВК — нижневисочная кора
НКТ — наружное коленчатое тело
ПСГ — постстимульная гистограмма
ПЧ — пространственная частота
ПЧФ — пространственно-частотный фильтр
ПЧХ — пространственно-частотная характеристика
РП — рецептивное поле
ЭВМ — электронно-вычислительная машина

ЛИТЕРАТУРА

Адрианов О. С., Меринг Т. А. Атлас мозга собаки. М., *1959*. 237 с.

Алексеенко С. В., Стабинаите Д. Ю., Кирвялис Д. И., Ванагас В. А. Неоднородность популяции нейронов со сложными рецептивными полями в зрительной коре кошки // Нейрофизиология. *1979*. Т. 11, № 2. С. 109—116.

Андреева Е. А., Вергилес Н. Ю., Ломов Б. Ф. Механизм элементарных движений глаз как следящая система // Моторные компоненты зрения. М., *1975*. С. 7—55.

Апресян Ю. Д. Лексическая семантика. М., *1974*. 367 с.

Арутюнян-Козак Б. А., Хачванкян Д. К., Оганян А. С., Тутунджян А. Г. Ответы нейронов корковой ассоциативной области Клера—Бишопа коры мозга кошки на световое раздражение // Нейрофизиология. *1978*. Т. 10, № 1. С. 22—29.

Бартусявичус Э. Влияние сходства форм изображений на точность их узнавания: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., *1984*. 20 с.

Бернштейн Н. А. О построении движений. М., *1947*. 255 с.

(*Бертулис А. В., Глезер В. Д.*) *Bertulis A. V., Glezer V. D.* Colour-spatial vision // Intern. J. Psychophys. *1984*. Vol. 2. P. 147—165.

Бертулис А. В., Глезер В. Д. Пространственное цветовое зрение. Л., *1990*. 145 с.

Бехтерева Н. П. Здоровый и больной мозг человека. Л., *1980*. 208 с.

Бехтерева Н. П., Бундзен П. В., Гоголицын Ю. Л. Мозговые коды психической деятельности. Л., *1977*. 165 с.

Бианки В. Л. Латеральная специализация мозга животных // Физиол. журн. СССР им. И. М. Сеченова. *1980*. Т. 66, № 11. С. 1593—1607.

Бонгард М. М. Проблема узнавания. М., *1967*. 320 с.

Бондарко В. М., Гаузельман В. Е., Глезер В. Д. Механизмы зрительного обнаружения и опознания различны // Физиология человека. *1983*. Т. 9, № 3. С. 496—497.

Бызов А. Л. О роли горизонтальных клеток в механизме адаптации сетчатки // Нейрофизиология. *1969*. Т. 1, № 2. С. 210—218.

Бызов А. Л., Трифонов Ю. А. Гипотеза об электрической обратной связи в синаптической передаче: Фоторецепторы — нейроны второго порядка сетчатки позвоночных // Синаптические процессы. Киев, *1967*. С. 231—245.

Ванагас В., Балькелите О., Кирвялис Д., Реклайтис В. Зрительный анализатор человека как «активная» система узнавания // Биофизика зрения. Вильнюс, *1978*. С. 53—71.

Василев А., Симеонова Б., Пейков Н. Опознание ориентации на пороге обнаружения линии // Переработка информации в зрительной системе. Л., *1982*. С. 35—40.

Витанова Л., Митова Л. Пространствена организация на зрителни серови рецептивни полета у котка // III Нац. конгр. по физиол. науки: Резюмета. Пловдив, *1980*. Т. 3. С. 7.

Вол И. А. Пространственно-частотная модель гиперостроты зрительной системы // Сенсор. системы. *1988*. Т. 2, № 2. С. 133—138.

Вол И. А., Павловская М. Б. Корреляция между близостью Фурье-спектров изображения и ошибками в их опознании // Физиология человека. *1986*. Т. 12, № 3. С. 400—406.

(*Вол И. А., Павловская М. Б., Бондарко В. М.*) *Vol I. A., Pavlovskaya M. B., Bondarko V. M.* Similarity between Fourier transforms of object predicts their confusion // Percept. Psychophys. *1990*. Vol. 47. P. 12—21.

Габибов И. М., Глезер В. Д. Асимметрия размеров рецептивных полей нейронов 21-го поля коры больших полушарий мозга кошки // Докл. АН СССР. *1985*. Т. 284, № 4. С. 1014—1015.

Гаузельман В. Е., Глезер В. Д., Щербач Т. А., Вирсу В. Торможение и пространственно-частотные характеристики сложных рецептивных полей зрительной коры кошки // Физиол. журн. СССР им. И. М. Сеченова. *1979*. Т. 65, № 2. С. 238—248.

Гаузельман В. Е., Глезер В. Д., Яковлев В. В. Характеристики боковых зон простых нейронов стриарной коры кошки с нелинейными свойствами // Сенсор. системы. *1988*. Т. 2, № 1. С. 59—66.

(*Гаузельман В. Е., Плескачаускас А. А., Глезер В. Д., Яковлев В. В.*) *Gauzelman V. E., Pleskachauskas A. A., Glezer V. D., Yakovlev V. V.* Model of simple cells of cat's striate cortex // Perception. *1990*. Vol. 19, № 4. P. 398.

Гиппенрейтер Ю. Б. Движения человеческого глаза. М., *1978*. 256 с.

Глезер В. Д. Колбочковая адаптация как нервный процесс // Докл. АН СССР. *1959*. Т. 124. С. 1110.

(*Глезер В. Д.*) *Glezer V. D.* The receptive fields of the retina // Vision Res. *1965*. Vol. 5. P. 497—525.

Глезер В. Д. Механизмы опознания зрительных образов. Л., *1966*. 204 с.

Глезер В. Д. Исследование характеристик вызванной и фоновой импульсации нейронов зрительной системы // Синаптические процессы. Киев, *1967*. С. 249—256.

Глезер В. Д. Механизмы опознания зрительных образов // Вестн. АН СССР. *1970*. № 7. С. 30—37.

Глезер В. Д. О принципиальных различиях в функциональной организации зрительной системы у крайних представителей эволюционного ряда позвоночных // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. *1975*. Т. 11, № 5. С. 474—478.

Глезер В. Д. Кусочный Фурье-анализ изображений и роль затылочной, височной и теменной коры в зрительном восприятии // Физиол. журн. СССР им. И. М. Сеченова. *1978*. Т. 64, № 12. С. 1719—1730.

Глезер В. Д. Зрение и мышление. Л., *1985а*. 246 с.

(*Глезер В. Д.*) *Glezer V. D.* Spatial and spatial frequency characteristics of RFs of the visual cortex and piecewise Fourier-analysis // Models of visual cortex. London, *1985b*. P. 265—272.

Глезер В. Д., Бертулис А. В. О функциональной перестройке рецептивного поля // Механизмы опознания зрительных образов. Л., *1967*. С. 5—9. (Пробл. физиол. оптики, Т. 14).

Глезер В. Д., Гаузельман В. Е., Бондарко В. М., Щербач Т. А. Пространственно-частотные характеристики рецептивных полей зрительной коры кошки в условиях однородного и неоднородного фона // Биофизика. *1982а*. Т. 27, вып. 5. С. 871—874.

Глезер В. Д., Гаузельман В. Е., Щербач Т. А., Бондарко В. М. Двумерная структура рецептивных полей зрительной коры кошки // Биофизика. *1982б*. Т. 27, вып. 4. С. 715—719.

Глезер В. Д., Праздникова Н. В., Меркин Г. А. Механизмы классификации зрительных изображений по пространственным признакам у собак в норме и после экстирпации теменной и нижневисочной коры // Переработка информации в зрительной системе. Л., *1982в*. С. 135—148.

(*Глезер В. Д., Щербач Т. А., Гаузельман В. Е., Бондарко В. М.*) *Glezer V. D., Tscherbach T. A., Gauzelman V. E., Bondarko V. M.* Spatiotemporal organization of receptive fields of the cat striate cortex // Biol. Cybern. *1982г*. Vol. 43. P. 35—49.

Глезер В. Д., Гаузельман В. Е., Щербач Т. А. Зависимость между пространственными и пространственно-частотными характеристиками рецептивных полей зрительной коры кошки // Физиол. журн. СССР им. И. М. Сеченова. *1983*. Т. 69, № 5. С. 614—622.

Глезер В. Д., Гаузельман В. Е., Яковлев В. В. Принцип неопределенности в зрении // Нейрофизиология. *1986*. Т. 18, № 3. С. 307—312.

Глезер В. Д., Иванов В. А., Щербач Т. А. Функциональные перестройки рецептивных полей НКТ кошки // Физиол. журн. СССР им. И. М. Сеченова. *1970*. Т. 56, № 11. С. 1539—1545.

Глезер В. Д., Иванов В. А., Щербач Т. А. Рецептивные поля наружного коленчатого тела кошки // Нейрофизиология. *1971*. Т. 3, № 2. С. 131—137.

Глезер В. Д., Иванов В. А., Щербач Т. А. Исследования рецептивных полей нейронов зрительной коры кошки как фильтров пространственных частот // Физиол. журн. СССР им. И. М. Сеченова. *1973а*. Т. 59, № 2. С. 206—214.

(*Глезер В. Д., Иванов В. А., Щербач Т. А.*) *Glezer V. D., Ivanov V. A., Tscherbach T. A.* Investigation of complex and hypercomplex receptive fields of visual cortex of the cat as spatial frequency filters // Vision Res. *1973б*. Vol. 13. P. 1875—1904.

(*Глезер В. Д., Костелянец Н. Б.*) *Glezer V. D., Kostelyanets N. B.* The dependence of threshold for perception of rectangular grating upon the stimulus size // Vision Res. *1975*. Vol. 15, N 7. P. 753—756.

(*Глезер В. Д., Костелянец Н. Б., Куперман А. М.*) *Glezer V. D., Kostelyanets N. B., Cooperman A. M.* Composite stimuli are detected by grating detectors rather than by line detectors // Vision Res. 1977. Vol. 17, N 9. P. 1067—1070.

(*Глезер В. Д., Куперман А. М.*) *Glezer V. D., Cooperman A. M.* Local spectral analysis in the visual cortex // Biol. Cybern. *1977.* Vol. 28, N 2. P. 101—108.
(*Глезер В. Д., Леушина Л. И., Невская А. А., Праздникова Н. В.*) *Glezer V. D., Leushina L. I., Nevskaya A. A., Prazdnikova N. V.* Studies on visual pattern recognition in man and animals // Vision Res. *1974.* Vol. 14, N 5. P. 555—583.
Глезер В. Д., Невская А. А. Об одновременной и последовательной обработке информации в зрительной системе // Докл. АН СССР. *1964.* Т. 155. С. 711—714.
(*Глезер В. Д., Праздникова Н. В., Фирсов Л. А., Яковлев В. В.*) *Glezer V. D., Prazdnikova N. V., Firsov L. A., Yakovlev V. V.* The role of parietal and inferotemporal cortex in visual perception // Intern. J. Neurosci. *1984.* Vol. 22, N 3—4. P. 194—195.
Глезер В. Д., Цуккерман И. И. Информация и зрение. М.; Л., *1961.* 182 с.
Глезер В. Д., Щербач Т. А., Гаузельман В. Е. Рецептивные поля зрительной коры — детекторы или фильтры пространственных частот? // Нейрофизиология. *1979.* Т. 11, № 5. С. 403—411.
(*Глезер В. Д., Щербач Т. А., Гаузельман В. Е., Бондарко В. М.*) *Glezer V. D., Tscherbach T. A., Gauzelman V. E., Bondarko V. M.* Linear and non-linear properties of simple and complex receptive fields in area 17 of the cat visual cortex. A model of the fields // Biol. Cybern. *1980a.* Vol. 37. P. 195—208.
Глезер В. Д., Щербач Т. А., Гаузельман В. Е., Бондарко В. М. Линейные и нелинейные свойства рецептивных полей зрительной коры кошки // Физиол. журн. СССР им. И. М. Сеченова. *1980б.* Т. 66, № 1. С. 3—18.
Глезер В. Д., Яковлев В. В., Гаузельман В. Е. Базисные функции зрительной коры кошки // Докл. АН СССР. *1988.* Т. 300, № 3. С. 740—744.
(*Глезер В. Д., Яковлев В. В., Гаузельман В. Е.*) *Glezer V. D., Yakovlev V. V., Gauzelman V. E.* Harmonic basic functions for spatial coding in the cat striate cortex // Visual Neurosci. *1989.* Vol. 3. P. 351—363.
Глезер В. Д., Яковлев В. В., Гаузельман В. Е. Ширина полосы пропускания простых нейронов стриарной коры кошки // Сенсор. системы. *1990.* Т. 4, № 2. С. 130—136.
Гоголицын Ю. Л., Кропотов Ю. Д. Исследование частоты разрядов нейронов мозга человека. Л., *1983.* 120 с.
Данилова В. Ф., Мешкенайте В. И., Праздникова Н. В. Локализация двух механизмов зрительного опознания в коре головного мозга кошки // Сенсор. системы. *1987.* Т. 1, № 1. С. 93—102.
Дудкин К. Н., Чуева И. В. Пространственно-частотная настройка ориентационно-избирательного торможения в рецептивных полях зрительной коры кошки // Биофизика. *1980.* Т. 25, вып. 4. С. 703—707.
Зинченко В. П., Вергилес Н. Ю. Формирование зрительного образа. М., *1969.* 106 с.
Зислина Н. Н., Фильчикова Л. И., Левкович Ю. И., Батыре О. Ю. Влияние пространственной частоты синусоидальных решеток на амплитудно-временные параметры зрительных вызванных потенциалов человека // Журн. высш. нерв. деятельности им. И. П. Павлова. *1984.* Т. 34, вып. 5. С. 848—855.
Зрительное опознание и его нейрофизиологические механизмы / В. Д. Глезер, К. Н. Дудкин, А. М. Куперман и др. Л., *1975.* 271 с.
Зысин С. Л. Оценка положения точки на линии // Исследование принципов переработки информации в зрительной системе. Л., *1970.* С. 129—141.
Иваницкий А. М. Мозговые механизмы оценки сигналов. М., *1976.* 263 с.
Иваницкий А. М., Матвеева Л. В. Взаимоотношение между параметрами вызванного потенциала и структурой сенсорно-перцептивного процесса // Физиология человека. *1976.* Т. 2, № 3. С. 386.
Иваницкий А. М., Стрелец В. Б. Вызванный потенциал и психофизические характеристики восприятия // Журн. высш. нерв. деятельности им. И. П. Павлова. *1966.* Т. 26, № 4. С. 793.
Иваницкий А. М., Стрелец В. Б. Корковая вызванная негативная волна как отражение селективного внимания // Журн. высш. нерв. деятельности им. И. П. Павлова. *1982.* Т. 32, вып. 5. С. 826—832.
Кирвялис Д. И. Гипотеза о структуре основных процессов в зрительной системе // Современные проблемы кибернетики. М., *1970.* С. 251—262.
Кок Е. П. Зрительные агнозии. Л., *1967.* 224 с.
Кондаков Н. И. Логический словарь-справочник. М., *1975.* 720 с.
Корчажинская В. И., Попова Л. Т. Мозг и пространственное восприятие. М., *1977.* 86 с.

Костандов Э. А. Восприятие и эмоции. М., 1977. 247 с.

Костелянец Н. Б., Каменкович В. М. Динамика процесса оценки ориентации человеком // Физиология человека. 1982. Т. 8, № 4. С. 559—563.

Костелянец Н. Б., [illegible] Ю. В. Зрительное распознавание при предваряющей или запаздывающей настройке наблюдателя на определенный набор изображений // Журн. высш. нерв. деятельности им. И. П. Павлова. 1982. Т. 32, вып. 2. С. 292—299.

Куперман А. М. Анализ пространственно-частотных характеристик сложных рецептивных полей // Биофизика. 1977. Т. 22, вып. 1. С. 117—122.

Кэмпбелл Ф. В., Шелепин Ю. Е. Метод оценки двумерных изображений зрительной системой. Авт. свид. СССР № 1227654. Приоритет от 08.01.85 № 3906913/14. Бюл. 1986. № 19.

Левашов О. В. Зрительная система // Элементы теории биологических анализаторов / Н. В. Позин, И. А. Любинский, О. В. Левашов и др. М., 1978. С. 224—339.

Леонтьев А. Н., Кринчик Е. П. О применении теории информации в конкретно-психологических исследованиях // Вопр. психологии. 1961. № 5. С. 25—46.

Леушина Л. И. Зрительное пространственное восприятие. Л., 1978. 175 с.

Леушина Л. И., Невская А. А., Павловская М. Б. Различия способов обработки зрительной информации в правом и левом полушариях // Психол. журн. 1981а. Т. 2, № 3. С. 81—94.

Леушина Л. И., Невская А. А., Павловская М. Б. Функциональная асимметрия полушарий: Различия в описании зрительных объектов // Физиология человека. 1981б. Т. 7, № 3. С. 449—461.

Леушина Л. И., Невская А. А., Павловская М. Б. Асимметрия полушарий головного мозга с точки зрения опознания зрительных образов // Сенсорные системы. Зрение. Л., 1982а. С. 76—92.

Леушина Л. И., Невская А. А., Павловская М. Б., Вершинина Е. А. Инвариантность зрительного опознания в правом и левом полушариях мозга человека // Переработка информации в зрительной системе. Высшие зрительные функции. Л., 1982б. С. 135—148.

Ломов Б. Ф., Иваницкий А. М. О взаимосвязи физиологии и психологии в исследованиях восприятия // Физиология человека. 1977. Т. 3, № 6. С. 951—960.

Лурия А. Р. Высшие корковые функции человека. М., 1962. 431 с.

Лурия А. Р. Основные проблемы нейролингвистики. М., 1975. 253 с.

Лурия А. Р. Язык и сознание. М., 1979. 319 с.

Луук А. Н. Исследование восприятия сигналов, предъявляемых перед саккадическими движениями глаз: Автореф. дис. ... канд. психол. наук. М., 1976. 16 с.

Мантейфель Ю. Б. Зрительная система и поведение бесхвостых амфибий. М., 1977. 264 с.

Маслов Ю. С. Введение в языкознание. М., 1975. 352 с.

Меерсон Я. А. О механизмах зрительно-гностических расстройств при локальной патологии головного мозга // Сенсорные системы. Зрение. Л., 1982. С. 92—101.

Меерсон Я. А. Высшие зрительные функции. Л., 1986. 163 с.

Мейен С. В., Шрейдер Ю. А. Методологические аспекты теории классификации // Вопр. философии. 1976. № 12. С. 67—69.

Митов Д. Пространственно-частотный спектр и время опознания // Переработка информации в зрительной системе. Л., 1976. С. 142—146.

Митов Д. Пространственные частоты и временные характеристики восприятия формы комплексных решеток // Переработка информации в зрительной системе. Высшие зрительные функции. Л., 1982. С. 67—79.

Митов Д. Изследования на някои времеви характеристики на възприятието на пространствено-периодични светлинни стимули: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. София, 1983. 16 с.

Митков Л. О механизме дирекциональной чувствительности простых рецептивных полей зрительной коры кошки // Докл. АН СССР. 1978. Т. 239, № 6. С. 1490—1493.

Митрани Л. Саккадические движения глаз и зрение. София, 1973. 168 с.

Нарикашвили С. П. Неспецифические структуры головного мозга и воспринимающая функция коры больших полушарий. Тбилиси, 1972. 94 с.

Невская А. А. Исследования инвариантности зрительного опознания у человека // Механизмы кодирования зрительной информации. М.; Л., 1966. С. 117—124.

Невская А. А. О пределах инвариантности зрительного опознания у человека // Механизмы опознания зрительных образов. Л., *1967*. С. 102—111.
Невская А. А. Опознание человеком повернутых изображений // Переработка информации в зрительной системе. Л., *1976*. С. 157—162.
Невская А. А. Стереоскопическое зрение // Сенсорные системы. Л., *1977*. С. 34—67.
Невская А. А., Леушина Л. И. Асимметрия полушарий и опознание зрительных образов. Л., *1990*. 152 с.
Невская А. А., Леушина Л. И., Павловская М. Б. О межполушарных различиях в способах обработки зрительной информации // Экспериментальные исследования в психолингвистике. М., *1982*. С. 76—93.
Невская А. А., Наук В. Н., Макулов В. Б., Булашевич Т. С., Глезер В. Д. Временные характеристики опознания предметных изображений при фильтрации мелких пространственных частот // Физиология человека. *1987*. Т. 13, № 5. С. 757—766.
Отеллин В. А., Мешкенайте В. И. Инициальные нейроны ассоциативных и каллозальных путей латеральной супрасильвиевой области мозга кошки // Арх. анатомии, гистологии и эмбриологии. *1984*. Т. 87, № 9. С. 14—21.
Переработка информации в зрительной системе. Высшие зрительные функции / Под ред. В. Д. Глезера. Л., *1982*. 163 с.
Пигарев И. Н. Зрительные зоны лобной коры кошек и обезьян // XIV съезд Всесоюз. физиол. о-ва: Тезисы. Баку, *1983*. Т. 1. С. 191—193.
Подвигин Н. Ф. Динамические свойства нейронных структур зрительной системы. Л., *1979*. 157 с.
Праздникова Н. В. Исследование инвариантности опознания зрительных изображений у рыб и обезьян // Механизмы кодирования зрительной информации. М.; Л., *1966*. С. 96—116.
Праздникова Н. В., Глезер В. Д. О механизмах зрительной генерализации // Журн. высш. нерв. деятельности им. И. П. Павлова. *1983*. Т. 33, вып. 5. С. 839—846.
Праздникова Н. В., Глезер В. Д., Данилова В. Ф. Два вида обобщения в эволюции зрительного мозга // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. *1985*. Т. 21, № 5. С. 435—442.
Праздникова Н. В., Данилова В. Ф., Мешкенайте В. И. Роль полей 7, 21 и дорсальной и вентральной зон латеральной супрасильвиевой области коры головного мозга в зрительном опознании // Сенсор. системы. *1989*. Т. 3, № 3. С. 292—301.
Праздникова Н. В., Шелепин Ю. Е., Герчикова В. Ф., Немурене Е. Различение изображений после экстирпации стриарной или латеральной супрасильвиевой областей коры головного мозга кошек // Физиол. журн. СССР им. И. М. Сеченова. *1984*. Т. 70, № 3. С. 265—272.
Психология машинного зрения / Под ред. П. Уинстона. М., *1978*. 344 с.
Симонов П. В. Эмоциональный мозг. М., *1981*. 215 с.
Сороко Л. М. Основы голографии и когерентной оптики. М., *1971*. 616 с.
Стефанова Н. Об инвариантности зрительных образов // II Нац. конф. Болг. о-ва физиол. наук: Резюме. София, *1964*. С. 19.
Суворов Н. Ф. Стриарная система и поведение. Л., *1980*. 210 с.
Судаков К. В. Биологические мотивации. М., *1971*. 304 с.
Супин А. Я. Нейрофизиология зрения млекопитающих. М., *1981*. 251 с.
Толкунов Б. Ф. Стриатум и сенсорная специализация нейронной сети. Л., *1978*. 175 с.
Тонконогий И. М. Введение в клиническую нейропсихологию. Л., *1973*. 255 с.
Трифонов Ю. А. Механизмы переработки зрительных сигналов в наружном синаптическом слое сетчатки // Сенсорные системы. Зрение. Л., *1982*. С. 25—40.
Трифонов Ю. А., Островский М. А. Особенности синаптической передачи между фоторецепторами и горизонтальными клетками // Нейрофизиология. *1970*. Т. 2, № 1. С. 79—84.
Турлейски К., Шелепин Ю. Е. Характеристики рецептивных полей нейронов теменной области коры головного мозга кошек // Переработка информации в зрительной системе. Л., *1976*. С. 203—207.
Фарбер Д. А., Бетелева Т. Г. Межполушарные различия механизмов зрительного восприятия в онтогенезе // Сенсорные системы. Сенсорные процессы и асимметрия полушарий. Л., *1984*. С. 53—64.

Хананашвили М. М. Электрофизиологическое исследование центральных механизмов зрительной функции. Л., 1962. 180 с.

Харкевич А. А. Спектры и анализ. М., 1962. 236 с.

Хачванкян Э. С., Арутюнян-Козак Б. А., Джавадян Р. Л., Григорян Г. Г. Рецептивные поля нейронов латеральной супрасильвиевой области коры мозга кошки // Нейрофизиология. 1982. Т. 14, № 3. С. 278—283.

Цуккерман И. И. Телевидение и бионика // Вопр. радиоэлектроники. Сер. Техника телевидения. 1966. Вып. 1. С. 3—17.

Цуккерман И. И. О согласовании пространственно-частотных фильтров зрительного анализатора со статистикой изображений // Биофизика. 1978. Т. 23, № 6. С. 1108—1109.

Шевелев И. А., Вержбицкая Н. Н. Серии концентрических возбудительно-тормозных зон в рецептивных полях зрительных нейронов кошки // Докл. АН СССР. 1979. Т. 247, № 4. С. 1009—1010.

Шевелев И. А., Шараев Г. А. Динамика ориентационной настройки нейронов зрительной коры // Нейрофизиология. 1981. Т. 13, № 5. С. 451—456.

Шевелев И. А., Шараев Г. А., Лазарева Н. А. и др. Двойная ориентационная настройка нейронов зрительной коры кошки // Нейрофизиология. 1983. Т. 15, № 5. С. 459—465.

Шевченко Ю. Е. Фильтрационные свойства рецептивных полей нейронов зрительной коры // Докл. АН СССР. 1981. Т. 261, № 6. С. 1506—1509.

Шевченко Ю. Е. Пространственно-частотные характеристики рецептивных полей нейронов латеральной супрасильвиевой области коры больших полушарий кошки // Нейрофизиология. 1982. Т. 14, № 6. С. 608—614.

Шевченко Ю. Е., Герасимов В. Ф. Зависимость между размером и эксцентриситетом рецептивных полей нейронов латеральной супрасильвиевой области // Физиол. журн. СССР им. И. М. Сеченова. 1981. Т. 67, № 11. С. 1597—1605.

Шехтер М. С. Зрительное опознание. М., 1981. 264 с.

Якимова И. Исследование зрительного восприятия во время саккадических движений глаз: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1973. 16 с.

Якимова И., Митрани Л. Антиципационные процессы в зрительном восприятии ориентации // Переработка информации в зрительной системе: Высшие зрительные функции. Л., 1982. С. 102—107.

Яковлев В. В. Различение и описание зрительного образа на уровне заднетеменной и нижневисочной коры обезьян // Докл. АН СССР. 1983. Т. 270, № 3. С. 754—757.

Яковлев В. В., Глезер В. Д., Гаузельман В. Е. Линейные и нелинейные простые нейроны зрительной коры кошки // Сенсор. системы. 1987. Т. 1, № 3. С. 293—298.

(*Яковлев В. В., Глезер В. Д., Гаузельман В. Е.*) *Yakovlev V. V., Glezer V. D., Gauzelman V. E.* Periodicity of simple cells in cat's striate cortex // Perception. 1990. Vol. 19, N 4. P. 375.

Якубович В. А. Некоторые общие теоретические принципы построения обучаемых опознающих систем. I // Вычисл. техника и вопр. программирования. 1965. Вып. 4. 71 с.

Albus K. A. A quantitative study of the projection area of the central and paracentral visual field in area 17 of the cat // Exp. Brain Res. 1975. Vol. 24. P. 159—202.

Andrews B. W., Pollen D. A. Relationship between spatial frequency selectivity and receptive field profile of simple cells // J. Physiol. 1979. Vol. 287. P. 163—176.

Atkinson J., Francis M. R., Campbell F. W. The dependence of visual numerosity limit on orientation, colour, and grouping in the stimulus // Perception. 1976. Vol. 5. P. 335—342.

Baker C. L., Cynader M. S. Spatial RF properties of direction selective neurons in cat striate cortex // J. Neurophysiol. 1986. Vol. 55, N 6. P. 1136—1152.

Barlow H. B. Temporal and spatial summation in human vision at different background intensities // J. Physiol. 1958. Vol. 141, N 2. P. 337.

(*Barlow H. B.*) *Барлоу Х. Б.* Возможные принципы преобразования сенсорных сообщений // Теория связи в сенсорных системах. М., 1974. С. 65—80.

Barlow H. B., Derrington A. M., Harris L. R., Lennie P. The effect of remote retinal stimulation on the responses of cat retinal ganglion cells // J. Physiol. 1977. Vol. 269. P. 177—194.

Bell R. A., Bevan W. Influences of anchors upon the operation of certain gestalt organizing principles // J. Exp. Psychol. *1968*. Vol. 78, N 4. Pt 1. P. 670—678.

Besner D., Coltheart M. Mental size scaling examined // Memory Cognition. *1976*. Vol. 4, N 5. P. 525—531.

Bishop P. O., Coombs J. S., Henry G. H. Interaction effects of visual contours on the discharge frequency of simple neurons // J. Physiol. *1971*. Vol. 219, N 3. P. 659—687.

Blakemore C. B., Campbell F. W. On the existence in the human visual system of neurons selectively sensitive to the orientation and size of retinal images // J. Physiol. *1969*. Vol. 203, N 1. P. 237—260.

Blakemore C. B., Nachmias J. The orientational specificity of two visual after effects // J. Physiol. *1971*. Vol. 213, N 1. P. 157—174.

Boycott B. B., Wässle H. The morphological types of ganglion cells of the domestic cat's retina // J. Physiol. *1974*. Vol. 240. P. 397—419.

(*Brillouin L.*) *Бриллюэн Л.* Наука и теория информации. М., *1960*. 392 с.

Brindley G. S. Sensory effects of electrical stimulation of the visual and paravisual cortex in man // Handbook of sensory physiology. Berlin, *1973*. Vol. 7/3B. P. 583—594.

(*Bruner Y.*) *Брунер Дж.* Психология познания. Пер. с англ. М., *1977*. 412 с.

Caelli T., Julesz B. On perceptual analysers underlying visual texture discrimination. Pt. 1 // Biol. Cybern. *1978*. Vol. 28. P. 167—175.

Caelli T., Julesz B., Gilbert E. On perceptual analysers underlying visual texture discrimination. Pt. 2 // Biol. Cybern. *1978*. Vol. 29. P. 201—214.

Camarda R. M., Peterhans E., Bishop P. O. Spatial organization of subregions in RFs of simple cells in catstriate cortex as revealed by stationary flashing bars and moving edges // Exp. Brain Res. *1985a*. Vol. 60. P. 136—150.

Camarda R. M., Peterhans E., Bishop P. O. Simple cells in cat striate cortex: Responses to stationary flashing and to moving light bars // Exp. Brain Res. *1985b*. Vol. 60. P. 151—158.

Camarda R. M., Rizzolatti G. Visual receptive fields in the lateral suprasylvian area of the cat // Brain Res. *1976*. Vol. 101, N 3. P. 427—443.

Campbell F. W. The transmission of spatial information through the visual system // The neurosciences. Third study program. London, *1973*. P. 95—103.

Campbell F. W. How much the information falling on the retina reaches the visual memory // Pontificiae Academiae Scientiarum Scripta Varia. *1985*. Vol. 54. P. 83—95.

Campbell F., Robson J. Application on Fourier analysis to the visibility of gratings // J. Physiol. *1968*. Vol. 197, N 3. P. 551—561.

Cavanagh P. Size and position invariance in the visual system // Perception. *1977*. Vol. 7. P. 167—177.

Cavanagh P. Local log polar frequency analysis in the striate cortex as a basis for size and orientation invariance // Models of the visual cortex. Chichester, *1985*. P. 85—95.

Cerebral hemisphere asymmetry. Method, theory and application / Ed. J. B. Hellige. New York, *1983*. 286 p.

(*Chomsky N.*) *Хомский Н.* Язык и мышление. Пер. с англ. М., *1972*. 122 с.

Cleland B. G., Harding T. C., Tulunay-Keesey U. Visual resolution and receptive field size: Examination of two kinds of cat retinal ganglion cell // Science. *1979*. Vol. 205. P. 1015—1017.

Cohen G. Differential effects of irrelevant dimensions in three shape recognition tasks // Brit. J. Psychol. *1971*. Vol. 6. Pt. 2. P. 151—156.

Creutzfeldt O. D., Innocent C. M., Brooks D. Vertical organization in the visual cortex (area 17) in the cat // Exp. Brain Res. *1974*. Vol. 21, N 3. P. 315—336.

Creutzfeldt O. D., Ito M. Functional synaptic organization of primary visual cortex neurones in the cat // Exp. Brain Res. *1968*. Vol. 6, N 3. P. 324—352.

Daniel P. M., Whitteridge D. The representation of the visual field on the cerebral cortex in monkeys // J. Physiol. *1961*. Vol. 159. P. 203—221.

Daugman J. G. Complete discrete 2-D Gabor transforms by neural networks for image analysis and compression // IEEE Transactions on acoustics, speech and signal processing. *1988*. Vol. 36, N 7. P. 1169—1179.

Delacour J. Role of temporal lobe structures in visual shortterm memory, using a new test // Neuropsychologia. *1977*. Vol. 15, N 4—5. P. 681—683.

De Monasterio F. M. Center and surround mechanisms of opponent color X- and Y-ganglion cells of retina of macaques // J. Neurophysiol. *1978a.* Vol. 41, N 6. P. 1418—1434.
De Monasterio F. M. Properties of concentrically organized X- and Y-ganglion cells of macaque retina // J. Neurophysiol. *1978b.* Vol. 41, N 6. P. 1395—1417.
Denney D., Adorjani C., Baumgartner G. Responses of cortical neurons to stimulation of the visual afferent radiations // Exp. Brain Res. *1968.* Vol. 6, N 2. P. 265—272.
De Renzi E. Hemispheric asymmetry as evidenced by spatial disorders // Asymmetrical function of the brain / Ed. M. Kinsbourne. Cambridge, *1978.* P. 49—85.
Desimone R., Gross C. G. Visual areas in the temporal cortex of the macaque // Brain Res. *1979.* Vol. 178, N 2—3. P. 363—380.
Desimone R., Schein S. J. Visual properties of neurones in area V_4 of the macaque: Sensitivity to stimulus form // J. Neurophysiol. *1987.* Vol. 57, N 3. P. 835—868.
Desimone R., Schein S. J., Albright T. D. Form, color and motion analysis in prestriate cortex of the macaque // Pontificiae Academiae Scientiarum Scripta Varia. *1985.* Vol. 54. P. 165—178.
De Valois K. Spatial frequency adaptation can enchance contrast sensitivity // Vision Res. *1977.* Vol. 17. P. 1057—1065.
De Valois K. K., Tootell R. B. H. Spatial frequency specific inhibition in cat striate cortex cells // J. Physiol. *1983.* Vol. 336. P. 359—376.
De Valois R. L., Thorell L. G., Albrecht D. G. Periodicity of striate-cortex cell receptive fields // J. Opt. Soc. Amer. *1985.* Vol. 2, N 7. P. 1115—1123.
De Valois R. L., Yund E. W., Hepler N. The orientation and direction selectivity of cells in Macaque visual cortex // Vision Res. *1982.* Vol. 22, N 5. P. 531—544.
De Weerd P., Vandenbussche E., Orban G. A. Bar orientation discrimination in the cat // Visual Neurosci. *1990.* Vol. 4. P. 257—268.
Dow B. M., Dubner R. Single unit responses to moving visual stimuli in middle suprasylvian gyrus of the cat // J. Neurophysiol. *1971.* Vol. 34, N 1. P. 47—55.
Dowling J. E., Werblin F. S. Organization of retina of the mudpuppy Necturus maculosis // J. Neurophysiol. 1969. Vol. 32. P. 315—338.
Dreher B. Hypercomplex cells in cat's striate cortex // Investig. Ophthalmol. *1972.* Vol. 11. P. 355—356.
Dreher B., Sanderson K. J. Receptive field analysis: Responses to moving visual contours by single lateral geniculate neurones in the cat // J. Physiol. *1973.* Vol. 234, N 1. P. 94—118.
Eccles J. C. The modular operation of the cerebral neocortex considered as the material basis of mental events // Neuroscience. *1981.* Vol. 6, N 10. P. 1839—1856.
Enroth-Cugell C., Robson J. G. The contrast sensitivity of retinal ganglion cells of the cat // J. Physiol. 1966. Vol. 187, N 3. P. 517—552.
Famiglietti E. V., Kaneko A., Tachibana M. Neuronal architecture of on- and off-pathways to ganglion cells in Carp retina // Science. *1977.* Vol. 198, N 4323. P. 1267—1269.
Field D. J., Tolhurst D. J. The structure and symmetry of simple-cell RF profile in the cat visual cortex // Proc. Roy. Soc. London. Ser. B. *1986.* Vol. 228, N 1253. P. 379—400.
Fogel I., Sagi D. Gabor filters as texture discriminator // Biol. Cybern. *1989.* Vol. 61. P. 103—113.
Franco L., Sperry R. W. Hemisphere lateralization for cognitive processing of geometry // Neuropsychologia. *1977.* Vol. 15, N 1. P. 107—114.
(*Fu K.*) *Фу К.* Структурные методы в распознавании образов: Пер. с англ. М., *1977.* 319 с.
Fuster J. M., Jervey J. P. Inferotemporal neurons distinguish and retain behaviorally relevant features of visual stimuli // Science. *1981.* Vol. 212, N 4497. P. 952—955.
Gabor D. Theory of communication // J. I. E. E. *1946.* Vol. 93. P. 429—459.
Gazzaniga M. S., Bogen J. E., Sperry R. W. Observation of visual perception after disconnection of the cerebral hemispheres in man // Brain. *1965.* Vol. 88. P. 221—236.
Georgeson M. A., Sullivan G. D. Contrast constancy: Deblurring in human vision by spatial frequency channels // J. Physiol. *1975.* Vol. 252. P. 627—656.
Gibson J. J. The perception of the visual world. New York, *1950.*
Gilbert C. D. Laminar differences in receptive field properties of cells in cat primary visual cortex // J. Physiol. *1977.* Vol. 268. P. 391—421.

Gilbert C. D., Wiesel T. N. Clustered intrinsic connections in cat visual cortex // J. Neurosci. *1983*. Vol. 3. P. 1116—1143.

Ginsburg A. P. The perception of visual form: A two dimensional filter analysis // Переработка информации в зрительной системе. Л., *1976*. С. 46—51.

Goldberg M. E., Robinson D. L. The significance of enhanced visual responses in posterior parietal cortex // Behav. Brain Sci. *1980*. Vol. 3. P. 503—505.

Graham N. Visual detection of aperiodic visual stimuli by probability summation among narrowband channels // Vision Res. *1977*. Vol. 17, N 5. P. 637.

Graham N., Robson J. G., Nachmias J. Grating summation in fovea and periphery // Vision Res. *1978*. Vol. 18, N 7. P. 815—825.

Greenlee M. W., Magnussen S. Higher harmonic adaptation and the detection of square wave gratings // Vision Res. *1987*. Vol. 27, N 2. P. 249—255.

Greenlee M. W., Magnussen S. Spatial waveform discrimination following higher harmonic adaptation // J. Opt. Soc. Amer. *1988*. Vol. A5, N 10. P. 1744—1748.

Gross C. G. Inferotemporal cortex and vision. Progress in physiological psychology. New York; London, *1973a*. Vol. 5. P. 77—123.

Gross C. G. Visual functions of inferotemporal cortex // Handbook of sensory physiology. New York, *1973b*. Vol. 7/3. P. 451—482.

Gross C. G., Bender D. B., Gerstein G. L. Activity of inferior temporal neurons in behaving monkeys // Neuropsychologia. *1979*. Vol. 17, N 2. P. 215—229.

(*Harmuth H. F.*) *Хармут Х. Ф.* Передача информации ортогональными функциями: Пер. с англ. М., *1975*. 267 с.

Hartline H. K. The modification of sensory information by neural interaction in the eye and its relation to vision // IRE Trans. Med. Electron. *1959*. Vol. 6. P. 84.

Heath C. J., Jones E. G. Anatomical organization of the suprasylvian gyrus of the cat // Ergebn. Anat. Entwickl. Ges. *1971*. Vol. 45, N 1. P. 1—64.

Hebb D. O. The organization of behaviour. New York, *1949*. 335 p.

Heggelund P. Quantitative studies of the discharge fields of single cells in cat striate cortex // J. Physiol. *1986a*. Vol. 373. P. 277—292.

Heggelund P. Quantitative studies of enhancement and suppression zones in the RF of simple cells in cat striate cortex // J. Physiol. *1986b*. Vol. 373. P. 293—310.

Helmholtz H. von. Physiologische Optic. S. L., *1896*. Bd 1. 1334 S.

Henry G. H. Receptive field classes of cells in the striate cortex of the cat // Brain Res. *1977*. Vol. 133. P. 1—28.

Hick W. E. On the rate of gain of information // Quart. J. Exp. Psychol. *1952*. Vol. 4, N 1. P. 11—26.

Hirsch J., Hilton R. Limits of spatial-frequency discrimination as evidence of neural interpolation // J. Opt. Soc. Amer. *1982*. Vol. 72. P. 1367—1374.

Hirsch J., Hilton R. Spatial frequency discrimination at low frequencies. Evidence for position quantization by receptive fields // J. Opt. Soc. Amer. *1985*. Vol. 2, N 2. P. 128—135.

Hochstein S., Shapley R. Linear and nonlinear spatial subunits in Y cat retinal ganglion cells // J. Physiol. *1976*. Vol. 262. P. 265—284.

Hochstein S., Spitzer H. Zero crossing detectors in primary visual cortex? // Biol. Cybern. *1984*. Vol. 51. P. 195—199.

Hoffmann K. P., Stone J. Conduction velocity of afferents to cat visual cortex. A correlation with cortical receptive fields properties // Brain Res. *1971*. Vol. 32, N 2. P. 460—466.

Hoffmann K. P., Stone J., Sherman S. M. Relay of receptive-field properties in dorsal lateral geniculate nucleus of the cat // J. Neurophysiol. *1972*. Vol. 35. P. 518—531.

Hubel D. H., Livingstone M. S. Segregation of form, color, and stereopsis in primate area 18 // J. Neurosci. *1987*. Vol. 7. P. 3378—3414.

Hubel D. H., Wiesel T. N. Single unit activity in striate cortex of unrestrained cats // J. Physiol. *1959*. Vol. 147. P. 226.

Hubel D. H., Wiesel T. N. Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat's visual cortex // J. Physiol. *1962*. Vol. 160, N 1. P. 106—154.

Hubel D. H., Wiesel T. N. Visual area of the lateral suprasylvian gyrus (Clare—Bishop area) of the cat // J. Physiol. *1969*. Vol. 202, N 1. P. 251—260.

Hubel D. H., Wiesel T. N. Sequence regularity and geometry of orientation columns in the monkey striate cortex // J. Comp. Neurol. *1974a*. Vol. 158. P. 267—294.

Hubel D. H., Wiesel T. N. Uniformity of monkey striate cortex: A parallel relationship between field size, scatter, and magnification factor // J. Comp. Neurol. *1974b.* Vol. 158. P. 295—306.

Hughes H. C., Sprague J. M. Cortical mechanisms for local and global analysis of visual space in the cat // Exp. Brain Res. *1986.* Vol. 61, N 2. P. 332—354.

Humphrey N. K., Weiskrantz L. Size constancy in monkeys with inferotemporal lesions // J. Exp. Psychol. *1969.* Vol. 2. P. 225—238.

(*Hunt E. B.*) *Хант Э.* Искусственный интеллект. Пер. с англ. М., *1978.* 558 с.

Hyvärinen J. Sensorymotor interaction in parietal association cortex // Behav. Brain Sci. *1980.* Vol. 3. P. 506—507.

Hyvärinen J., Shelepin Y. Distribution of visual somatic functions in the parietal associative area 7 of the monkey // Brain Res. *1979.* Vol. 169, N 3. P. 561—564.

Ikeda H., Wright M. J. The outer disinhibitory surround of the retinal ganglion cell receptive field // J. Physiol. *1972.* Vol. 226. P. 511—544.

Iwai E., Mishkin M. Further evidence on the locus of the visual area in the temporal lobe of the monkey // Exp. Neurol. *1969.* Vol. 25, N 4. P. 585—594.

Jacobson R. Two aspects of language and two types of aphasic disturbances // Fundamentals of language / Ed. R. Jacobson, M. Halle. Hague, *1956.* P. 53—87.

Jones J. P., Palmer L. An evaluation of the two-dimensional Gabor filter model of simple RFs in cat striate cortex // J. Neurophysiol. *1987.* Vol. 58. P. 1233—1258.

Julesz B. Visual pattern discrimination // IRE Trans. Inform. Theory. *1962.* IT-8. P. 84—92.

Julesz B. Two-dimensional spatial-frequency tuned channels in visual perception // Signal analysis and pattern recognition in biomedical engineering / Ed. G. F. Inbar. Haifa, *1974.* P. 177—196.

Julesz B. Experiments in the visual perception of texture // Sci. Amer. *1975.* Vol. 232, N 1. P. 34—43.

Julesz B. Spatial nonlinearities in the instantaneous perception to texture with identical power spectra // Phil. Trans. Roy. Soc. London. Ser. B. *1980.* Vol. 290. P. 83—94.

Julesz B. A theory of preattentive texture discrimination based on firstorder statistics of textons // Biol. Cybern. *1981a.* Vol. 41. P. 131—138.

Julesz B. Textons, the elements of texture perception, and their interactions // Nature. *1981b.* Vol. 290, N 5802. P. 91—97.

Julesz B., Gilbert E. N., Shepp L. A., Frisch H. L. An ability of humans to discriminate between visual textures that agree in second-order statistics-revisited // Perception. *1973.* Vol. 2. P. 391—405.

Julesz B., Schumer R. A. Early visual perception // Ann. Rev. Psychol. *1981.* Vol. 32. P. 575.

Kalil R. E., Chase R. Corticofugal influence on activity of lateral geniculate neurons in the cat // J. Neurophysiol. *1970.* Vol. 30. P. 459—474.

Karni A., Sagi D. Human texture discrimination learning-evidence for low level neuronal plasticity in adults // Perception. *1990.* Vol. 18, N 4. P. 335.

Kato H., Bishop P. O., Orban G. A. Hypercomplex and simple/complex cell classifications in cat striate cortex // J. Neurophysiol. *1978.* Vol. 41, N 5. P. 1071—1095.

Kelly J. P., van Essen D. C. Cell structure and function in the visual cortex of the cat // J. Physiol. *1974.* Vol. 238. P. 515—547.

Kimura D. Dual functional asymmetry of the brain in visual perception // Neuropsychologia. *1966.* Vol. 4. P. 275—285.

King-Smith P. E., Kulikowski J. J. The detection of gratings by independent activation of line detectors // J. Physiol. *1975.* Vol. 247, N 2. P. 237.

King-Smith P. E., Kulikowski J. J. The detection and recognition of two lines // Vision Res. *1981.* Vol. 21, N 2. P. 235—250.

(*Konorski J.*) *Конорски Ю.* Интегративная деятельность мозга. Пер. с англ. М., *1970.* 412 с.

Kuffler S. W. Neurons in the retina: Organization, inhibition and excitation problems // Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. *1952.* Vol. 17. P. 281.

Kulikowski J. J. Some stimulus parameters affecting spatial and temporal resolution of human vision // Vision Res. *1971.* Vol. 11, N 1. P. 83—93.

Kulikowski J. J., King-Smith P. E. Spatial arrangement of line, edge and grating detectors revealed by subthreshold summation // Vision Res. *1973.* Vol. 13. P. 1455—1478.

Kulikowski J. J., Tolhurst D. J. Psychophysical evidence for sustained and transient detectors in human vision // J. Physiol. *1973.* Vol. 232. P. 149—162.

Kulikowski J. J., Vidyasagar T. R. Space and spatial frequency analysis and representation in the macaque striate cortex // Exp. Brain Res. *1986.* Vol. 64, N 1. P. 5—18.

(Lange F.) Ланге Ф. Корреляционная электроника. Пер. с нем. Л., *1963.* 447 с.

Lawden M. C. An investigation of the ability of the human visual system to encode spatial phase relationships // Vision Res. *1983.* Vol. 23, N 12. P. 1451—1463.

Lee B. B., Cleland B. G., Creutzfeldt O. D. The retinal input to cells in area 17 of the cat's cortex // Exp. Brain Res. *1977.* Vol. 30, N 4. P. 527—538.

Lenny P. Perceptual signs of parallel pathways // Phil. Trans. Roy. Soc. London, *1980a.* Vol. 290, N 1038. P. 26—37.

Lenny P. Parallel visual pathways: A review // Vision Res. *1980b.* Vol. 20, N 7. P. 561—594.

Lettvin J. J., Maturana H. R., McCulloch W. S., Pitts W. H. What the frog's eye tells the frog's brain // Proc. IRE. *1958.* Vol. 47. P. 1940.

Levi D., Westheimer G. Spatial interval discrimination in the human fovea: What delimits the interval? // J. Opt. Soc. Amer. *1987.* Vol. 4, N 7. P. 1304—1313.

Levick W. R., Thibos L. N. Analysis of orientation bias in cat retina // J. Physiol. *1982.* Vol. 392. P. 243—261.

Linsenmeier R. A., Frishman L. J., Jakiela H. G., Enroth-Cugell C. Receptive field properties of X- and Y-cells in the cat retina derived from contrast sensitivity measurements // Vision Res. *1982.* Vol. 22, N 9. P. 1143—1183.

Livingstone M. S., Hubel D. H. Psychophysical evidence for separate channels for the perception of form, colour, movement and depth // J. Neurosci. *1987.* Vol. 7. P. 3416—3468.

Lynch J. C. The functional organization of posterior parietal association cortex // Behav. Brain Sci. *1980.* Vol. 3. P. 485—534.

Maffei L., Fiorentini A. Organization of spatial frequency detectors in the visual cortex. The spatial frequency rows // Переработка информации в зрительной системе. Л., *1976.* С. 133—134.

Mansfield R. J. W. Global and local processing in the primate brain // Behav. Brain Sci. *1980.* Vol. 3. P. 509—510.

Marcelja S. Mathematical description of the responses of simple cortical cells // J. Opt. Soc. Amer. *1980.* Vol. 70, N 11. P. 1297—1300.

Markuszka J. Visual properties of neurons in the posterior suprasylvian gyrus of the cat // Exp. Neurol. *1978.* Vol. 59, N 1. P. 146—161.

(Marr D.) Марр Д. Зрение. М., *1987.* 400 с.

Marr D. L., Hildreth E. Theory of edge detection // Proc. Roy. Soc. London. Ser. B. *1980.* Vol. 207. P. 187—217.

Mestre R., Yamane S., Bishop P. O. Simple and B cells in cat striate cortex. Complementary of responses to moving light and dark bars // J. Neurophysiol. 1985. Vol. 53. P. 670—685.

Mesulam N. M. An anatomical basis for the functional specialization of the parietal lobe in directed attention // Behav. Brain Sci. *1980.* Vol. 3. P. 540—511.

Miller G. A. The magical number seven plus or minus two. Some limits on our capacity for processing information // Psychol. Rev. *1956.* Vol. 63. P. 81—97.

(Minsky M.) Минский М. Структура для представления знания // Психология машинного зрения: Пер. с англ. М., *1978.* С. 249—336.

(Minsky M., Papert S.) Минский М., Пейперт С. Персептроны. Пер. с англ. М., *1971.* 258 с.

Mishkin M. Cortical visual areas and their interaction // Brain human behaviour. New York, *1972.* P. 187—208.

Mishkin M. A memory system in the monkey // Philos. Trans. Roy. Soc. London. Ser. B. *1982.* Vol. 298. P. 85—95.

Mishkin M., Ungerleider L. G., Macko K. A. Object vision and spatial vision: Two cortical pathways // TINS. October. *1983.* P. 414—417.

Miyashita Y. Activity of anterior temporal cortical neurons in the monkey related to a visual matching to sample task // Perception. *1990.* Vol. 19, N 4. P. 329.

Mollon J. D. Color vision // Ann. Rev. Psychol. *1982.* Vol. 33. P. 41—85.

Moran J., Desimone R. Selective attention gates visual processing in the extrastriate cortex // Science. *1989.* Vol. 229, N 4715. P. 782—784.

Morrone M. C., Burr D. C. Feature detection in human vision: A phase dependent energy model // Proc. Roy. Soc. London. Ser. B. *1988.* Vol. 235. P. 221—245.

Mountcastle V. B. Modality and topographic properties of single neurones of cat's somatic sensory cortex // J. Neurophysiol. *1957.* Vol. 20, N 4. P. 408—434.

(Mountcastle V. B.) Маунткасл В. Организующий принцип функции мозга — элементарный модуль и распределенная система // Разумный мозг. М., *1981.* С. 15—67.

Mountcastle V. B., Motter B. C., Andersen R. A. Some further observations on the functional properties of neurons in the parietal lobe of the waking monkey // Behav. Brain Sci. *1980.* Vol. 3. P. 520—523.

Movshon J. A. The velocity tuning of single units in cat striate cortex // J. Physiol. *1975.* Vol. 249, N 3. P. 445—468.

Movshon J. A., Thompson I. D., Tolhurst D. J. Spatial summation in the receptive fields of simple cells in the cat striate cortex // J. Physiol. *1978.* Vol. 283. P. 53—62.

Mullikin W. H., Jones J. P., Palmer L. A. Periodic simple cells in cat area 17 // J. Neurophysiol. *1984.* Vol. 52, N 2. P. 372—387.

Murch G. M. Visual and auditory perception. Indianapolis, *1975.* 1075 p.

Nachmias J., Sansbury R., Vassilev A., Weber A. Adaptation to square-wave gratings: in search of the elusive third harmonic // Vision Res. *1973.* Vol. 13. P. 1335—1341.

Nachmias J., Weber A. Discrimination of simple and complex gratings // Vision Res. *1975.* Vol. 15. P. 217—224.

Nelson J. I., Frost B. J. Intracortical facilitation among co-oriented co-axially alygned simple cells in cat striate cortex // Exper. Brain Res. *1985.* Vol. 61, N 1. P. 54—61.

Norton J. C., Sherk H. Receptive field properties in the cat's lateral geniculate nucleus in the absence of on-center retinal input // J. Neurosci. *1984.* Vol. 4, N 2. P. 374—380.

Nothdurft H. C. Texture segregation by associated differences in global and local luminance distribution // Proc. Roy. Soc. London. Ser. B. *1990.* Vol. 239. P. 295—320.

Palmer L. A., Davis T. L. Receptive field structure in cat striate cortex // J. Neurophysiol. *1981.* Vol. 46, N 2. P. 260—276.

Palmer L. A., Jones J. P., Mullikin W. H. Functional organization of simple RFs // Models of the visual cortex. Chichester, *1985.* P. 273—280.

Palmer L. A., Rosenquist A. C., Tusa R. J. The retinotopic organization of the lateral suprasylvian areas in the cat // J. Comp. Neurol. *1978.* Vol. 177. P. 237—256.

Parker D. M., Salzen E. A. Latency changes in the human evoked visual response to sinusoidal gratings // Vision Res. *1977.* Vol. 17, N 11. P. 1201—1204.

Pettigrew J. D., Nikara T., Bishop P. O. Responses to moving slits by single units in cat striate cortex // Exp. Brain Res. *1968.* Vol. 6, N 3. P. 373—390.

Pollen D. A., Feldon S. E. Spatial periodicities of periodic complex cells in the visual cortex cluster at one-half octave intervals // Investig. Ophthalmol. Vis. Sci. *1979.* Vol. 18, N 4. P. 429—434.

Pollen D. A., Lee J. R. How does the striate cortex begin reconstruction of the visual world // Science. *1971.* Vol. 173, N 3991. P. 74—77.

Pollen D. A., Ronner S. F. Phase relationships between adjacent simple cells in the visual cortex // Science. *1981.* Vol. 212. P. 1409—1411.

Posner M. I., Boies S. J., Eichelman W., Taylor R. L. Retention of visual and name codes of single letters // J. Exp. Psychol. Monogr. *1969.* Vol. 79, N 1. P. 1—16.

(Pribram K.) Прибрам К. Языки мозга. Пер. с англ. М., *1975.* 463 с.

Ramachandran V. S. Interaction between colour and motion in human vision // Nature. *1987.* Vol. 328. P. 645—647.

Ridley R. M., Ettlinger G. Tactile and visuo-spatial discrimination performance in the monkey: The effects of total and partial posterior parietal removals // Neuropsychologia. *1975.* Vol. 13, N 2. P. 191—206.

Robson J. G., Tolhurst D. J., Freeman R. D., Ohzawa I. Simple cells in the visual cortex of the cat can be narrowly tuned for spatial frequency // Visual Neurosci. *1988.* Vol. 1. P. 415—419.

(Rock I.) Рок И. Введение в зрительное восприятие. Пер. с англ. М., *1980.* Кн. 1. 311 с.; кн. 2. 279 с.

Rolls E. T. Neuronal activity in relation to the recognition of stimuli in primates // Pontificiae Academiae Scientiarum Scripta Varia. *1985.* Vol. 54. P. 203—213.

Rolls E. T., Perrett D. I., Caan A. W., Wilson F. A. W. Neuronal responses related to visual recognition // Brain. *1982*. Vol. 105, N 3. P. 611—646.

Rosenblatt F. Principles of neurodynamics. Perceptrones and the theory of brain mechanisms. Washington, *1962*. 482 p.

Rovamo I., Virsu V., Näsänen R. Cortical magnification factor predicts the photopic contrast sensitivity of peripheral vision // Nature. *1978*. Vol. 271. P. 54—56.

Saito H., Shimahara T., Fukada Y. Four types of responses to light and dark spot stimuli in the cat optic nerve // J. Exp. Med. *1970*. Vol. 102. P. 127—133.

Sakata M., Shibutani H., Ito Y., Tsurugai K. Parietal cortical neurons responding to rotary movement of visual stimulus in space // Exp. Brain Res. *1986*. Vol. 61, N 3. P. 658—663.

Sakata M., Shibutani H., Kawano K., Harrington T. L. Neural mechanisms of space vision in the parietal association cortex of the monkey // Vision Res. *1985*. Vol. 25, N 3. P. 453—463.

Sanderson K. S. Visual field projection columns and magnification factors in the lateral geniculate nucleus of the cat // Exp. Brain Res. *1971*. Vol. 13, N 2. P. 159—177.

Sato T., Kawamura T., Iwai E. Responsivness of inferotemporal single units to visual pattern stimuli in monkeys performing discrimination // Exp. Brain Res. *1980*. Vol. 38, N 3. P. 313—319.

Schneider G. E. Two visual systems // Science. *1969*. Vol. 163, N 3870. P. 895—902.

Schwartz E. L. Local and global functional architecture in primate striate cortex. Outline of a spatial mapping doctrine for perception // Models of the visual cortex. Chichester, *1985*. P. 146—156.

Sekuler R., Nash D. Speed of size scaling in human vision // Psychonomic Sci. *1972*. Vol. 27. P. 93—94.

Seyler A. Y., Budrikis Z. L. Measurements of temporal adaptation to detail vision // Nature. *1959*. Vol. 184, N 4694. P. 1215—1217.

(Shannon C.) Шеннон К. Работы по теории информации и кибернетике: Пер. с англ. М., *1963*. 829 с.

Shapley R. M., Hochstein S. Visual spatial summation in two classes of geniculate cells // Nature. *1975*. Vol. 256, N 5516. P. 411—413.

Shapley R. M., Victor Y. D. The effect of contrast on the nonlinear response to the Y-cell // J. Physiol. *1980*. Vol. 302. P. 535—547.

Shepard R. N., Cooper L. A. Mental images and their transformations. Cambridge, *1986*. 384 p.

Shepard R. N., Metzler J. Mental rotation of three-dimensional objects // Science. *1971*. Vol. 171, N 3972. P. 701—703.

Silverman M. S., Grosof D. H., De Valois R. S., Elfar S. D. Spatialfrequency organization in primate striate cortex // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. *1989*. Vol. 86. P. 711—715.

Singer W. Topograph organization of orientation columns in the cat visual cortex // Exp. Brain Res. *1981*. Vol. 44, N 4. P. 431—436.

Singer W., Creutzfeldt O. D. Reciprocal lateral inhibition of on- and off-center neurones in the lateral geniculate body of the cat // Exp. Brain Res. *1970*. Vol. 10, N 3. P. 311—330.

Singer W., Tretter F., Cynader M. Organization of cat striate cortex // J. Neurophysiol. *1975*. Vol. 38, N 5. P. 1080—1098.

Skinner Y., Yingling G. Central gating mechanisms that regulate event related potential and behaviour. A neural model of attention // Progress clinical neurophysiological attention, voluntary contraction and event-related cerebral potentials. Basel, *1977*. Vol. 1. P. 30.

So Y. T., Shapley R. Spatial properties of X- and Y-cells in the lateral geniculate nucleus of the cat and conduction velocities of their inputs // Exp. Brain Res. *1979*. Vol. 36. P. 533—550.

So Y. T., Shapley R. M. Spatial tuning of cell in and around LGN of the cat // J. Neurophysiol. *1981*. Vol. 45, N 1. P. 107—120.

Soodak R. E. Two dimensional modelling of visual RFs using Gaussian subunits // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. *1986*. Vol. 83. P. 9259—9263.

Spear P. D., Baumann T. P. Receptive fields characteristics of single neurons in lateral suprasylvian visual area of the cat // J. Neurophysiol. *1975*. Vol. 38, N 6. P. 1403—1420.

Spear P. D., Miller S., Ohman L. Effects of lateral suprasylvian visual cortex lesions on visual localization, discrimination and attention in cat // Behav. a. Brain Res. *1983*. Vol. 10, N 3. P. 339—359.

Sperling G., Melchner M. J. Visual search and visual attention // Переработка информации в зрительной системе. Л., *1976*. С. 224—230.

Spitzer H., Hochstein S. Visual receptive fields of cat cortical neurons lack the distinctive Y-cell signature // Israel J. Med. Sci. *1987*. Vol. 23, N 1—2. P. 69—74.

Spitzer H., Hochstein S. Complex cell receptive fields models // Progr. Neurobiol. *1988*. Vol. 31. P. 285—309.

Sprague J. M., Berkley M. A., Hughes H. C. Visual acuity functions and pattern discrimination in the destriate cat // The Warsaw colloquium. Warsaw, *1980*. P. 105—144.

Sprague J. M., Hughes H. C., Berlucchi G. Cortical mechanisms in pattern discrimination // Mechanisms and perceptual awareness. New York, *1981*. P. 107—132.

Sprague J. M., Levy J., Di Berardino A., Berlucchi G. Visual cortex areas mediating form discrimination in the cat // J. Comp. Neurol. *1977*. Vol. 172, N 3. P. 441—488.

Springer S., Deutsch G. (*Спрингер С., Дейч Г.*) Левый мозг, правый мозг. Пер. с англ. М., *1983*. 256 с.

Stromeyer C. F., Julesz B. Spatial frequency masking in vision. Critical bands and spread of masking // J. Opt. Soc. Amer. *1972*. Vol. 62. P. 1221—1232.

Stromeyer C. F., Klein S. Spatial frequency channels in human vision as asymmetric (edge) mechanisms // Vision Res. *1974*. Vol. 14. P. 1409—1420.

Sullivan G. D., Georgeson M. A., Oatley K. Channels for spatial frequency selection and the detection of single bars by the human visual system // Vision Res. *1972*. Vol. 12, N 3. P. 383—394.

Talbot S. A., Marshall W. H. Physiological studies on neural mechanisms of visual localization and discrimination // Amer. J. Ophthalmol. *1941*. Vol. 24. P. 1255—1264.

Tanner W. P., Swets J. A. The human use of information. I. Signal detection for the case of the signal known exactly // Trans. IRE. *1957*. IT-2. P. 125—133.

Thomas J. P. Independent processing of suprathreshold spatial gratings as a function of their separation in spatial frequency // J. Opt. Soc. Amer. *1989*. Vol. 6, N 7. P. 1102—1111.

Thompson I. D., Tolhurst D. J. Optimal spatial frequencies of neighbouring neurones in the cat's visual cortex // J. Physiol. *1980*. Vol. 300. P. 57P—58P.

Tolhurst D. J. Adaptation to squarewave gratings. Inhibition between spatial frequency channels in the human visual system // J. Physiol. *1972*. Vol. 226, N 1. P. 231—248.

Tolhurst D. J. Separate channels for the analysis of the shape and the movement of a moving visual stimulus // J. Physiol. *1973*. Vol. 231. P. 385—402.

Tolhurst D. J., Barfield L. P. Interactions between spatial frequency channels // Vision Res. *1978*. Vol. 18. P. 951—958.

Tolhurst D. J., Dean A. F. Spatial summation by simple cells in the striate cortex of the cat // Exp. Brain Res. *1987*. Vol. 66, N 3. P. 607—620.

Tootell R. B., Silverman M. S., De Valois R. L. Spatial frequency columns in primary visual cortex // Science. *1981*. Vol. 214, N 4522. P. 813—815.

Toyama K., Kimura M., Shiida T., Takeda T. Convergence of retinal inputs onto visual cortical cells. II. A study of the cells disynaptically excited form the lateral geniculate body // Brain Res. *1977*. Vol. 137, N 2. P. 221—231.

Toyama K., Matsunami K., Ohno T., Tokashiki S. An intracellular study of neuronal organization in the visual cortex // Exp. Brain Res. *1974*. Vol. 21, N 1. P. 45—66.

Toyama K., Takeda T. A unique class of cat's visual cortical cells that exhibit either on or off excitation for stationary light slits and are responsive to moving edge patterns // Brain Res. *1974*. Vol. 73, N 2. P. 350—355.

(*Treisman A.*) *Трейсман Энн.* Объекты и их свойства в зрительном восприятии человека // В мире науки. *1987*. № 1. С. 68—79.

Treisman A. M., Gelade G. A feature integration theory of attention // Cogn. Psychol. *1980*. Vol. 12. P. 97—136.

Tusa R. J., Palmer L. A. Retinotopic organization of areas 20 and 21 in the cat // J. Comp. Neurol. *1980*. Vol. 193, N 1. P. 147—164.

Ungerleider L. G. The corticocortical pathways for object recognition and spatial perception // Pontificiae Academiae Scientiarum Scripta Varia. *1985*. Vol. 54. P. 21—37.

Van Essen D. C. Visual areas of the mammalian cerebral cortex // Ann. Rev. Neurosci. *1979*. Vol. 2. P. 227.
Vassilev A., Mitov D. Spatial frequency and the speed of visual information processing // II Congr. of the society for physiological sciences. Sofia, *1974*. P. 91.
Vassilev A., Mitov D. Perception time and spatial frequency // Vision Res. *1976*. Vol. 16, N 1. P. 89—92.
Vassilev A., Strashimirov D. On the latency of human visually evoked response to sinusoidal gratings // Vision Res. *1979*. Vol. 19, N 7. P. 843—845.
Von der Heydt R. Approaches to visual cortical function // Rev. Physiol. Biochem. Pharmacol. *1987*. Vol. 108. P. 69—150.
Von der Heydt R., Peterhans E. Contour processing in primate visual contour // Muster Erkennung. Berlin, *1988*. P. 111—127.
Von der Heydt R., Peterhans E., Baumgartner G. Illusory contours and cortical neuron responses // Science. *1984*. Vol. 224. P. 1260—1262.
Webster M. A., De Valois R. L. Relationship between spatial frequency and orientation tuning of striate-cortex cells // J. Opt. Soc. Amer. *1985*. Vol. 2, N 7. P. 1124—1132.
Weiskrantz L. Mechanisms of recognition of transforms of real objects by monkeys // Behav. Brain Res. *1984*. Vol. 12, N 2. P. 247.
(Wiener N.) Винер Н. Кибернетика: Пер. с англ. М., *1983*. 343 с.
Wilson H. R. Quantitative predictions of line spread function measurements: Implications for channels bandwidth // Vision Res. *1978*. Vol. 18, N 5. P. 493—496.
Wilson H. R., Bergen J. R. A four mechanism model for threshold spatial vision // Vision Res. *1979*. Vol. 19, N 1. P. 19—32.
Wilson H. R., Gelb D. J. Modified line element theory for spatial frequency and width discrimination // JOSA. *1984*. A1. P. 124—131.
Wilson H. R., Levi D., Maffei L., Rovamo Y., De Valois R. The perception of form. Retina to striate cortex // Visual perception: The neurophysiological foundations / Ed. H. Spillmann, J. S. Werner. San Diego, *1990*. P. 231—272.
Young J. Z. Why do we have two brains // Interhemispheric relations and cerebral dominance. New York, *1962*. P. 7—24.
Zeki S. Colour coding in rhesus monkey prestriate cortex // Brain Res. *1973*. Vol. 53, N 3. P. 422—427.
Zeki S. Functional organization of a visual area in the posterior bank of the superior temporal sulcus of the rhesus monkey // J. Physiol. *1974*. Vol. 236. P. 549—572.
Zeki S. M. Uniformity and diversity of structure and function in rhesus monkey prestriate visual cortex // J. Physiol. *1978*. Vol. 277, N 2. P. 273—290.
Zeki S. M. Colour coding in the cerebral cortex: The reaction of cells in monkey visual cortex to wavelengths and colours // Neuroscience. *1983a*. Vol. 9, N 4. P. 741—765.
Zeki S. M. Colour coding in the cerebral cortex: The responses of wavelength-selective and colour-coded cells in monkey visual cortex to changes in wavelength composition // Neuroscience. *1983b*. Vol. 9, N 4. P. 767—781.
Zhong-Di Wang. Harmonic analysis with real function of frequency. II. Periodic and bounded cases // Appl. Math. Comput. *1981*. Vol. 9. P. 153—163.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Научное издание

Вадим Давидович Глезер

ЗРЕНИЕ И МЫШЛЕНИЕ

2-е издание, дополненное и переработанное

Утверждено к печати
Институтом физиологии им. И. П. Павлова

Редактор издательства *Г. Л. Киселева*
Художник *Л. А. Яценко*
Технический редактор *Л. Н. Николаева*
Корректоры *Л. М. Бова, А. В. Келле-Пелле и Ф. Я. Петрова*

ИБ № 45048

Компьютерный набор и изготовление оригинал-макета
ГП «Слово»
199034, Санкт-Петербург, 9 линия, 12
Телефон (812) 213-35-59

Сдано в набор 25.09.92. Подписано к печати 12.05.93.
Формат 60×90 1/16. Печать офсетная. Усл.-печ. л. 18. Усл. кр.-от. 18,25.
Уч.-изд. л. 19,12. Тираж 1160 экз. Тип. зак. № 3237. С 489.

Санкт-Петербургская издательская фирма ВО «Наука»
199034, Санкт-Петербург, Менделеевская лин., 1.

Санкт-Петербургская типография № 1 ВО «Наука»
199034, Санкт-Петербург, 9 линия, 12.

**КНИГИ ИЗДАТЕЛЬСТВА «НАУКА» МОЖНО ЗАКАЗАТЬ
В МАГАЗИНАХ ЦЕНТРАЛЬНОЙ КОНТОРЫ
РОССИЙСКОЙ ТОРГОВОЙ ФИРМЫ «АКАДЕМКНИГА»,
В МЕСТНЫХ МАГАЗИНАХ КНИГОТОРГОВ
ИЛИ ПОТРЕБИТЕЛЬСКОЙ КООПЕРАЦИИ**

Для получения книг почтой заказы просим направлять по адресу:

117393 Москва, ул. академика Пилюгина, 14, кор. 2
197345 Санкт-Петербург, ул. Петрозаводская, 7
690088 Владивосток, Океанский проспект, 140 («Книга—почтой»)
620151 Екатеринбург, ул. Мамина-Сибиряка, 137 («Книга—почтой»)
664033 Иркутск, ул. Лермонтова, 289 («Книга—почтой»)
660049 Красноярск, проспект Мира, 84
103009 Москва, ул. Тверская, 19а
117312 Москва, ул. Вавилова, 55/7
117383 Москва, Мичуринский проспект, 12
630076 Новосибирск, Красный проспект, 51
630090 Новосибирск, Морской проспект, 22 («Книга—почтой»)
142284 Протвино Московской обл., ул. Победы, 8
142292 Пущино Московской обл., МР «В», 1 («Книга—почтой»)
443002 Самара, проспект Ленина, 2 («Книга—почтой»)
191104 Санкт-Петербург, Литейный проспект, 57
199164 Санкт-Петербург, Таможенный пер., 2
194064 Санкт-Петербург, Тихорецкий проспект, 4
634050 Томск, наб. реки Ушайки, 18
450059 Уфа, ул. Р. Зорге, 10 («Книга—почтой»)
450025 Уфа, ул. Коммунистическая, 49

Магазин «Академкнига» в Татарстане:
420043 Казань, ул. Достоевского, 53

Для заметок

„Every great advance in Knowledge has extended the sphere of order and correspondingly restricted the sphere of apparent disorder in the world, till now we are ready to anticipate that even in regions where chance and confusion appear still to reign, a fuller Knowledge would everywhere reduce the seeming chaos to cosmos".

Frazer Y. G. The Golden Bough 1911

В.Д. Глезер

ЗРЕНИЕ И МЫШЛЕНИЕ